

***EVALUACION DE LA FACTIBILIDAD DEL
MODELADO DE LOS IMPACTOS DEL MANEJO
FORESTAL SOBRE LA BIODIVERSIDAD EN LA
CONCESION DE TARUMA***

Documento Técnico 77/1999

**R. E. Gullison
S. Nissan**
Catalyst Forestry Inc.

Contrato USAID: 511-0621-C-00-3027-00
Chemonics International
USAID/Bolivia
Mayo, 1999

Objetivo Estratégico de Medio Ambiente (USAID/Bolivia)

***Evaluacion de La Factibilidad del
Modelado de los Impactos del
Manejo Forestal sobre la
Biodiversidad en la
Concesion de Tarumá***

***Proyecto de Manejo
Forestal Sostenible
BOLFOR***

Cuarto Anillo
esquina Av. 2 de Agosto
Casilla 6204
Teléfonos: 480766 - 480767
Fax: 480854
e-mail: bolfor@bibosi.scz.entelnet.bo
Santa Cruz, Bolivia

*BOLFOR es un proyecto financiado por USAID y el Gobierno de Bolivia e implementado por
Chemonics International, con la asistencia técnica de Conservation International,
Tropical Research and Development y Wildlife Conservation Society*

TABLA DE CONTENIDO

	Página
RESUMEN EJECUTIVO	
SECCION I OBJETIVOS	I
SECCION II ENFOQUE	II
SECCION III METODOLOGIA PARA LA REVISION BIBLIOGRAFICA	III-1
SECCION IV DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD DE AVES, EPIFITAS Y LEPIDOPTEROS	IV-1
A. Revisión de las Determinantes para la Diversidad de Aves	IV-1
A1. Estructura de la Vegetación	IV-1
A2. Composición de la Vegetación	IV-6
A3. Hipótesis de Disponibilidad de Recursos	IV-7
A4. Microclima	IV-7
A5. Claros formados por la caída de Arboles	IV-8
A6. Resumen	IV-9
B. Revisión de las Determinantes para la Diversidad de Epifitas	IV-9
B1. Características del Substrato	IV-10
B1a. Tamaño de Soporte	IV-10
B1b. Contenido de Nutrimentos en los Suelos del Dosel	IV-10
B1c. Textura	IV-10
B1d. Inclinación	IV-11
B2. Factores Climáticos	IV-12
B2a. Humedad	IV-12
B2b. Cobertura Nubosa	IV-12
B3. Efectos de la Fragmentación del Bosque	IV-13
B4. Resumen	IV-13
C. Revisión de las Determinantes para la Diversidad de Lepidópteros	IV-14
C1. Reducción de la Diversidad Posterior a las Alteraciones	IV-16
C2. Aumento de la Diversidad Posterior a las Alteraciones	IV-16
C3. Resumen	IV-17

SECCION V	DISPONIBILIDAD DE DATOS PROVENIENTES DE TARUMA	V-1
SECCION VI	EVALUACION DE LA SUPERPOSICION ENTRE LOS DATOS DE TARUMA Y LOS DATOS NECESARIOS PARA MODELAR LOS IMPACTOS EN LA BIODIVERSIDAD	VI-1
	A. Potencial para el Modelado de Impactos del Aprovechamiento Forestal sobre la Diversidad de Aves en la Concesión de Tarumá	VI-2
	A1. Diversidad de Altura del Follaje (DAF)	VI-2
	A2. Densidad de Tallos del Sotobosque (DTS)	VI-3
	A3. Cantidad de Cobertura del Dosel Alto (CDA)	VI-3
	A4. Cantidad de Hábitat de Borde (HB)	VI-4
	A5. Abundancia de Especies de Plantas Clave	VI-5
	A6. Cantidad de Bosques sin Alterar	VI-5
	B. Potencial para el Modelado de Impactos del Aprovechamiento Forestal sobre la Diversidad de Epífitas en la Concesión de Tarumá	VI-7
	B1. Tamaño del Soporte	VI-7
	B2. Textura de la Corteza	VI-7
	B3. Inclinación	VI-7
	B4. Apertura del Dosel y Fragmentación	VI-8
	B5. Proximidad de Fuentes de Semilla	VI-8
	C. Potencial para el Modelado de Impactos del Aprovechamiento Forestal sobre la Diversidad de Lepidópteros en la Concesión de Tarumá	VI-10
	C1. Disminución del Bosque Primario	VI-10
	C2. Diversidad Florística y de Hábitat	VI-10
SECCION VII	EVALUACION DE LA SUPERPOSICION ENTRE LOS DATOS DE TARUMA Y LOS DATOS NECESARIOS PARA MODELAR LOS IMPACTOS EN LA BIODIVERSIDAD	VII-1
SECCION VIII	REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	VIII-1
ANEXO 1	Base de Datos de Aves	An1-1
ANEXO 2	Base de Datos de Epífitas	An2-1
ANEXO 3	Base de Datos de Lepidópteros	An3-1

CUADROS:

IV-1	Rasgos estructurales y de composición del bosque positivamente correlacionados con la diversidad de aves	IV-2
IV-2	Resumen de los estudios en los que se describen cambios posteriores a alteraciones en comunidades de aves	IV-4
IV-3	Resumen de los estudios sobre el impacto de las Alteraciones en la diversidad de lepidópteros	IV-15
VI-1	Resumen del Potencial para el Modelado de los Impactos del Aprovechamiento sobre la Diversidad de Aves en la Concesión de Tarumá	VI-6
VI-2	Resumen del Potencial para el Modelado de los Impactos del Aprovechamiento sobre la Diversidad de Epifitas en la Concesión de Tarumá	VI-9
VI-3	Resumen del Potencial para el Modelado de los Impactos del Aprovechamiento sobre la Diversidad de Lepidópteros en la Concesión de Tarumá	VI-11

RESUMEN EJECUTIVO

En el presente informe se examinan las posibilidades de la simulación computarizada de los impactos de los distintos regímenes forestales sobre la biodiversidad del bosque, como parte de los esfuerzos de Conservación Internacional para brindar información al Proyecto BOLFOR en cuanto al impacto económico y los retornos financieros de los planes alternativos de manejo para la concesión de Tarumá. Puesto que existe poca información empírica sobre dicha concesión, el enfoque del presente informe es, primero, revisar la bibliografía científica sobre las variables de hábitat que se sabe influyen en la diversidad de especies de los tres grupos diversos de organismos del bosque: aves, epífitas y mariposas diurnas y nocturnas. En segundo lugar, se comparan los datos del inventario de Tarumá con la lista de las variables importantes de hábitat, para determinar si existe suficiente superposición para proceder con el modelado.

Las conclusiones del presente informe son:

- C El daño estructural al bosque, producido durante la extracción maderera, podrá tener impacto considerable sobre aves, plantas epífitas y mariposas que dependen del bosque con dosel cerrado y, como tal, es un útil substituto para medir los impactos de la extracción sobre dichos grupos. Actualmente, Tarumá recolecta datos de inventario pre-aprovechamiento, los cuales serán útiles para la planificación de la extracción y la construcción de caminos. Estos datos se podrán usar para calibrar la función de los daños, mediante la realización de evaluaciones de daños post-aprovechamiento. Mientras tanto, las funciones de daños de otros sitios (Chimanes, Surinam, Queensland, etc.) se podrán utilizar para predecir el impacto de la extracción forestal.
- C Las parcelas de regeneración, actualmente monitoreadas en Tarumá, brindan información útil sobre la estructura y composición de bosque, las cuales se conocen tienen influencia sobre los tres grupos de especies de interés. De manera ideal, se deberá ampliar el alcance de dichas parcelas, para incluir a todas las especies vegetales mayores al umbral límite de tamaño (arbustos, pastos, bejucos, etc.) y no sólo árboles. Mientras tanto, se deberá considerar la posibilidad de calcular importantes parámetros estructurales, tales como la Diversidad de Altura del Follaje, con los datos existentes.

Estas conclusiones indican que existen grandes posibilidades de simular y comparar los impactos sobre la biodiversidad de los regímenes alternativos de manejo forestal y éstas serían aún mayores con una inversión moderada en recolección de datos adicionales. Si bien este enfoque no permitirá realizar predicciones cuantitativas en cuanto a los impactos de prescripciones dadas de aprovechamiento (ej. una intensidad x de aprovechamiento causará un reducción de $y\%$ en la diversidad de especies de aves), podrá dar lugar a una jerarquización ordinal de planes alternativos de manejo, sobre la base de su valor para la conservación.

SECCION I OBJETIVOS

El objetivo del plan de trabajo de 1997 de Conservación Internacional para la concesión de Tarumá, en Bolivia, es investigar el impacto ambiental y los retornos económicos de regímenes alternativos de manejo forestal. Se espera que este tipo de información ayude a la administración de Tarumá y las autoridades bolivianas a escoger el régimen de manejo más apropiado con el fin de cumplir con los objetivos para dicha concesión.

Para poder comparar, adecuadamente, los escenarios de manejo, es necesario conocer la forma en que los distintos regímenes de manejo se desempeñarán a largo plazo, por ejemplo en 20 a 50 años. Sin embargo, la mayoría de los datos disponibles en el país son de relativamente corto plazo. En efecto, en muchos casos los únicos datos disponibles para comparar las prescripciones de manejo son datos estáticos de manejo. En dichas situaciones, la única posibilidad de efectuar predicciones a largo plazo es la de usar los datos disponibles, de corto plazo, en un modelo computarizado que simule las posibles respuestas de un bosque al manejo a lo largo del tiempo.

Obviamente, la calidad de dichas simulaciones depende de los datos utilizados para calibrarlas. También debe señalarse que se sabe muy poco sobre ciertos aspectos básicos de la dinámica del bosque, tales como la regeneración de las especies comerciales. Cualquier error con respecto a dichos aspectos del modelo se agrandará cuanto mayor sea el período de tiempo simulado. En cierto grado, estos problemas se pueden solucionar con técnicas tales como análisis de sensibilidad, en los que la *sensibilidad* de los resultados clave del modelo se evalúan para determinar su dependencia de la exactitud de los parámetros y funciones utilizados.

La intención original de Conservación Internacional fue producir un modelo simulado para la concesión Tarumá que no sólo observe la dinámica del bosque a lo largo del tiempo, sino que trate de interpretar el impacto de los cambios en la estructura y composición de éste sobre diversos grupos de plantas y animales. Sin embargo, se sabe aún menos sobre el impacto del aprovechamiento en la biodiversidad que de la dinámica del bosque. En última instancia, se decidió que la incertidumbre y los aspectos desconocidos eran demasiado grandes para justificar un proyecto de modelado.

Por consiguiente, la meta de este componente para las actividades de 1997 de CI fue revisada, de modo que se enfoque, más bien, en la *factibilidad* del uso de la simulación computarizada para examinar los impactos de los regímenes alternativos de manejo forestal sobre la biodiversidad. Este estudio preliminar antecederá a la decisión final sobre la ejecución de un proyecto de modelado y, también, ayudará a definir el mejor enfoque para el modelado y el tipo de trabajo de campo que cubrirá los vacíos en lo referente a datos.

SECCION II

ENFOQUE

Con el fin de determinar si es factible simular los impactos de los planes de manejo alternativo sobre la biodiversidad en la concesión Tarumá, se siguieron los siguientes pasos:

Primero, se efectuó una revisión bibliográfica sobre los tres grupos diversos de plantas y animales - aves, epífitas y lepidópteros - para determinar las características de composición y estructura del bosque importantes para la preservación de la diversidad de estos taxones. Aparte de determinar las variables de hábitat que contribuyen a mantener la diversidad, la revisión bibliográfica también intentó evaluar la evidencia de apoyo a cada afirmación. En general, la evidencia más sólida de apoyo a una hipótesis de variable de hábitat importante para determinar la diversidad de especies sería la evidencia *experimental*. La siguiente estaría constituida por estudios correlativos o mensurativos, que documentan las relaciones o correlaciones en un rango de variación natural, pero que no manipulan las variables clave del estudio. La evidencia más débil para una hipótesis es el apoyo anecdótico. En ciertos casos, sin embargo, esto es todo con lo que se cuenta. Se preparó un documento en el que se resume la base de datos para cada grupo de especies y éste se envió a especialistas en cada campo, para su correspondiente revisión.

Segundo, una vez que la lista de variables de hábitat fue elaborada, ésta se comparó con los datos disponibles correspondientes a la concesión Tarumá¹. Posteriormente, se determinó si las variables de hábitat eran parte de los datos actualmente recolectados en Tarumá (o son una simple transformación de los datos) y, en caso contrario, si se podía disponer de la información necesaria en estudios realizados en otros sitios. Se determinó, también, si se podía recabar los datos que, al momento de realizar el estudio, no se estaban recolectando. Finalmente, se sugirió un curso de acción, para cada variable de hábitat, con el fin de acumular una base de conocimientos para la simulación del impacto del aprovechamiento sobre la biodiversidad.

El informe comienza con una descripción de la metodología utilizada para la revisión bibliográfica y la elaboración de la base de datos.

¹ Los datos disponibles para este fin fueron el plan de manejo y los datos de inventario sin procesar. Para los fines del presente estudio, se asumió que también existe una serie de parcelas permanentes de muestreo en las que se recolectan datos tan completos como los de los inventarios, que estas parcelas están instaladas en una variedad de hábitats y tipos de uso de suelo, y que éstas serán monitoreadas a lo largo del tiempo.

SECCION III

METODOLOGIA PARA LA REVISION BIBLIOGRAFICA

Se efectuó una búsqueda en la bibliografía científica de estudios que planteen hipótesis y apoyen variables de hábitat útiles para predecir la diversidad de comunidades de aves, epífitas y mariposas diurnas y nocturnas (lepidópteros). En los estudios suficientemente detallados como para permitirlo, se recolectó la siguiente información:

Escala de estudio: se tomó nota de si el estudio examinaba determinantes de diversidad que funcionaban dentro de un tipo de hábitat o entre tipos de hábitat. Los estudios enfocados en hábitats de bosque fueron más relevantes para la predicción de los impactos del aprovechamiento forestal.

Región geográfica o país: (obvio)

Uso del suelo: varios estudios examinaban el impacto de las perturbaciones antropogénicas sobre la biodiversidad y se tomó nota en la base de datos del tipo de perturbación. El uso del suelo fluctuó desde la deforestación hasta la extracción selectiva de madera, las plantaciones y la fragmentación de bosques.

Tipo de vegetación: se registró la descripción del tipo de bosque.

Hipótesis mecanicista: se registró si los autores formulaban claramente una hipótesis mecanicista *pre hoc* sobre la forma en que una variable particular de hábitat impactaría a un grupo particular de plantas o animales. Esto resultó ser poco frecuente, ya que la mayoría de los estudios ofrecían una interpretación *post hoc* de los resultados, una vez completados los estudios.

Conclusión: se tomó nota de las principales conclusiones de los estudios con respecto a las variables de hábitat.

Asimismo, se tomó nota de los siguientes aspectos del *diseño de los estudios*: si éste era *pre/post* comparación¹ o si éste era una comparación *estática* de distintos sitios; cuál fue la *escala* de las parcelas de estudio; y el *número* de repeticiones.

Finalmente, se tomó nota del *tipo de estudio* con respecto a las conclusiones. Entre las posibilidades se incluían los siguientes tipos: experimental, mensurativo (que mide correlaciones naturales pero no manipulaciones experimentales) y anecdótico.

¹Este constituye el mejor tipo de estudio ya que elimina la variación entre sitios, que puede ocultar ciertos patrones.

Esta base de datos se usó como fundamento para la producción del siguiente resumen, que integra los resultados de estos estudios. La base de datos, en su totalidad, se incluye en los Anexos 1 a 3 como referencia.

SECCION IV

DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD DE AVES, EPIFITAS Y LEPIDOPTEROS

En la presente sección se resume la información derivada de la revisión bibliográfica con respecto a los principales rasgos estructurales y de composición del bosque que influyen en la diversidad de las comunidades de aves, epífitas y lepidópteros. Una gran mayoría de los estudios realizados corresponde a aves ($n=38$), seguida por lepidópteros ($n=13$) y, finalmente, epífitas ($n=10$). A pesar de la escasez de estudios cuantitativos sobre epífitas, su estructura comunitaria será, quizás, la más fácil de relacionar con medidas simples del bosque, del tipo disponible en inventarios básicos, como se muestra a continuación. Primero se presenta una revisión de las determinantes de diversidad de aves, seguida por revisiones de la bibliografía sobre epífitas y mariposas.

A Revisión de las Determinantes para la Diversidad de Aves

Se ha escrito bastante sobre las comunidades de aves de los bosques tropicales y la forma en que éstas están estructuradas. Existen, esencialmente, dos tipos de estudios pertinentes para la presente revisión. Uno trata, específicamente, de vincular las características estructurales y de composición del bosque con medidas de diversidad de aves (Cuadro IV-1). El otro tipo de estudio compara las comunidades de aves sujetas a distintos grados de perturbaciones naturales y antropogénicas (Cuadro IV-2), en ciertas ocasiones intentando determinar y medir el(los) atributo(s) del bosque responsables del cambio observado en dichas comunidades. Ambos tipos de estudio sugieren que las principales determinantes de diversidad de aves en los bosques tropicales son la estructura y composición de la vegetación, la concentración de recursos, y el microclima. Dichos factores se discutirán, a su vez, en las siguientes secciones.

A1. Estructura de la Vegetación

De todos los factores postulados como influencias sobre la diversidad de aves, la hipótesis de que la complejidad estructural de la vegetación está correlacionada, positivamente, con la diversidad de especies de aves ha recibido el mayor apoyo. MacArthur y MacArthur (1961) presentan evidencia de que en los bosques deciduos la diversidad de aves, en estado reproductivo, depende de la diversidad de altura del follaje (DAF), la cual se calcula a partir de la densidad de este último a varias alturas. Dichos autores determinaron que los hábitats del mismo perfil estructural presentan la misma diversidad de especies de aves (DEA), al margen de si éste está compuesto por pocas o muchas especies de plantas. Dada la importancia del trabajo de dichos autores, muchos estudios posteriores sobre la organización de las comunidades de aves se han enfocado en la relación entre la complejidad vertical de la vegetación y la diversidad de aves (Erdelen 1984; Karr y Roth 1971; Ralph 1987; Rodríguez-Estrella *et al.* 1996; Willson 1974).

Cuadro IV-1 Rasgos estructurales y de composición del bosque positivamente correlacionados con la diversidad de aves.

Característica del bosque	Medida de diversidad	Estudios de apoyo
Diversidad de altura del follaje	Diversidad	Erdelen 1984*; Karr y Roth 1971*; MacArthur y MacArthur 1961; Ralph 1987; Willson 1974*
Número de estratos vegetales	Densidad	Rodríguez-Estrella <i>et al.</i> 1996
Porcentaje de cobertura vegetal	Diversidad	Karr y Roth 1971; Willson 1974
Cobertura del dosel alto	Diversidad y riqueza de especies	Jullien y Thiollay 1996
Heterogeneidad espacial; irregularidad	Diversidad; riqueza de especies	MacArthur <i>et al.</i> 1962*; Roth 1976*
Diversidad de la estructura de la vegetación	Diversidad	Erdelen 1984
Número de plantas que fructifican	Abundancia	Levey 1988
Densidad de plantas	Densidad	Rodríguez-Estrella <i>et al.</i> 1996
Riqueza de especies de plantas	Densidad	Rodríguez-Estrella <i>et al.</i> 1996
Altura del dosel	Diversidad	Ralph 1987
Superficie foliar	Diversidad	Ralph 1987

*Estudio efectuado en bosques templados.

Aparte de la DAF, varias otras medidas de la estructura vegetal han sido vinculadas, cuantitativamente, a aspectos de la diversidad de aves. Se ha determinado que la variabilidad horizontal en los tipos de perfil de vegetación en un hábitat, o irregularidad, predice la DEA (MacArthur *et al.* 1976; Roth 1976; Willson 1974). Erdelen (1984) formuló un Aíndice de diversidad de vegetación@que combina la variabilidad vertical y horizontal del hábitat y determinó que éste se correlaciona de forma más directa con la DEA que cualquier índice solo. Mason (1996) estudió a las aves de Venezuela en bosques selectivamente aprovechados y determinó que la estructura de la vegetación, medida como densidad de tallos del sotobosque¹, se correlaciona mejor con los cambios en las comunidades de aves. En un estudio de comunidades de aves rapaces, realizado en la Guayana Francesa, se determinó el parámetro estructural más

¹ La densidad de tallos del sotobosque incluye los tallos de todos los árboles con dap<5cm, bejucos, plantas herbáceas y pastos encontrados a la altura del pecho.

significativo que afecta la diversidad de rapaces es la cobertura del dosel alto² (Jullien y Thiollay 1996). Bell (1979) atribuye la reducción en la riqueza y diversidad de aves de las plantaciones de teca en Papúa-Nueva Guinea a la simplificación de la estructura vegetal.

En una revisión de las correlaciones entre los índices cuantitativos de las comunidades de aves y la estructura de la vegetación de sus hábitats, Erdelen (1984) concluye que mucho del trabajo sobre comunidades de aves apoya, aparentemente, la hipótesis original de MacArthur y MacArthur (1961) en sentido de que la estructura de la vegetación está, en general, más vinculada con la DEA que su composición florística. Sin embargo, Erdelen (1984) aconseja precaución al interpretar los resultados de tales estudios, sobre la base de que los métodos de estudio y la elección de parcelas para éstos, en particular, podrían influenciar los resultados. En su estudio, Erdelen (1984) estableció que la significancia de la correlación DAF/DEA dependía de la inclusión de tres parcelas de vegetación baja, de características diferentes al resto. Si dichas parcelas se excluían del análisis, la correlación entre la estructura de la vegetación y diversidad de aves no era estadísticamente significativa.

²Porcentaje de cobertura del dosel del bosque > 25m de altura.

Cuadro IV-2 Resumen de los estudios en los que se describen cambios, posteriores a alteraciones, en comunidades de aves.

Fuente	País	Tipo de alteración o impacto	Efecto sobre la avifauna	Determinantes
Andrade y Rubio-Torgler 1994	Colombia	agricultura migratoria	disminuye la similaridad con el bosque primario	
Bell 1979	PNG	conversión a plantaciones (<i>Tectona grandis</i>)	disminuye la riqueza, biomasa y densidad de especies	estructura de la vegetación
Bierregaard y Lovejoy 1989*	Brasil	fragmentación	aumenta la tasa media de captura	
Bowman <i>et al.</i> 1990	PNG	sucesión (primario - cultivo)	disminuye la riqueza, diversidad y abundancia total de especies de aves	florística, recursos alimenticios y estructura de la vegetación
Canaday 1997	Ecuador	proximidad a caminos y claros	disminuye la riqueza de especies	microclima
Johns 1986*	Malasia	extracción (51% árboles dañados)	disminuye la riqueza de especies insectívoras	recursos alimenticios y microclima
Johns 1989*	Malasia	extracción		recursos alimenticios y microclima
Johns 1991	Brasil	extracción(3-5 árboles/ha)		recursos alimenticios y microclima
Johns 1996	Malasia	extracción (118 m ³ /ha)	disminuye la riqueza de especies	
Jullien y Thiollay 1996	Guayana Francesa	gradiante de sucesión antropogénica	aumenta la diversidad de rapaces	heterogeneidad del paisaje
Lambert 1992	Malasia	extracción (90 m ³ /ha; 62-80% árboles dañados)		florística
Lawton <i>et al.</i> en prensa	Camerún	gradiante (casi primario, bosque secundario antiguo, plantación, barbecho)	la riqueza de especies disminuye con el aumento de la modificación	
Leck 1979*	Ecuador	aislamiento	disminuye la riqueza de especies	

Fuente	País	Tipo de alteración o impacto	Efecto sobre la avifauna	Determinantes
Levey 1988	Costa Rica	claros de corta	aumenta la abundancia de frugívoras del sotobosque	
Lovejoy <i>et al.</i> 1986	Brasil	fragmentación	disminuye la riqueza de especies	recursos alimenticios y microclima
Mason 1996	Venezuela	extracción (3-7 árboles/ha o 6-14 m ³ /ha)	disminuye la diversidad	microhabitat, estructura del bosque
Newmark 1991	Tanzania	fragmentación	disminuye la riqueza de especies	
Schemske y Brokaw 1981	Panamá	claros de corta	aumenta la riqueza de especies de aves del sotobosque	recursos alimenticios y estructura de la vegetación
Stouffer y Bierregaard 1995b*	Brasil	fragmentación	disminuyen abundancia y riqueza de especies de todas las insectívoras	estructura de la vegetación y microclima
Stouffer y Bierregaard 1995a	Brasil	fragmentación	aumenta la abundancia de colibríes	
Terborgh y Weske 1969	Perú	plantación	disminuye la riqueza de especies	rasgos cualitativos del bosque
Thiollay 1992	Guayana Francesa	extracción	disminuyen la riqueza de especies y diversidad	microhabitat
Willis 1979	Brasil	fragmentación	disminuye la riqueza de especies	
Willson 1994	Chile	fragmentación	disminuye la diversidad	
Wunderle 1987	Puerto Rico	formación de claros (naturales y antropogénicos)	aumenta la abundancia (más en claros antropogénicos)	recursos alimenticios y microclima

*Estudios en los que se efectuaron censos pre y post-alteraciones en el mismo sitio, en vez de comparaciones estáticas de los diferentes tipos de hábitat.

En otros estudios tampoco se halló evidencia de una relación simple entre DAF y DEA. Por ejemplo, Terborgh y Weske (1969) estudiaron las aves de dos plantaciones en el Perú y descubrieron que estos sitios presentaban perfiles similares de altura del follaje, pero diferían en cuanto a la riqueza de especies de aves. Dichos autores concluyen que la variación en la riqueza de especies no puede explicarse, satisfactoriamente, mediante perfiles de altura del follaje y que el aislamiento y los aspectos cualitativos del hábitat que estudiaron (manchas de bejucos, hojas muertas colgantes, etc.) tienen mayor importancia que la DAF para explicar la variación en cuanto a riqueza de especies. Esta última conclusión debe interpretarse con cierta cautela, pues en el estudio se examinaron hábitats seriamente modificados.

Erdelen (1984) señala que es casi imposible comparar estudios en los que se correlacionan índices de estructura de vegetación y comunidades de aves, debido a las variaciones en los métodos de campo y los cálculos adoptados por los investigadores. Asimismo, el enfoque y los resultados de los estudios varían con la región geográfica, el tipo de bosque, la magnitud y frecuencia de alteración, etapa de sucesión, y comunidad, gremio o especie de aves. Es así que dicho investigador opina que sería prematuro hacer generalizaciones sobre las mencionadas relaciones y que éstas podrían ser ciertas sólo bajo ciertas circunstancias. Dicho esto, aún existe evidencia substancial de que la diversidad estructural de la vegetación tiene gran importancia sobre la influencia en la diversidad de aves.

A2. Composición de la vegetación

Varios autores concluyen que la presencia de ciertas especies de plantas tienen efectos más importantes sobre la estructura de las comunidades de aves que la estructura de la vegetación. Rice *et al.* (1994) expresan sus críticas sobre los estudios enfocados en el papel de la altura vertical y horizontal del follaje que excluyen del análisis la especie de los árboles. En el estudio de dichos autores se examina la contribución de cuatro tipos de atributos de hábitat a la comunidad de aves: DAF, irregularidad horizontal, densidad del follaje y frecuencia de cada árbol dominante. Los autores establecieron que los atributos de composición de especies arborescentes constituyen el factor más importante en la selección de hábitats comunitarios ribereños. Rice *et al.* (1994) reiteraron la observación de Erdelen (1984) en sentido de que los métodos pueden influenciar la significancia de los resultados; concluyendo que el enfoque en sub-grupos de especies, transectas, período de tiempo o atributos de hábitat podrían generar resultados que apoyen una serie de planteamientos sin validez.

Del mismo modo, un estudio de aves en una gradiente de vegetación de 60 km en los Andes orientales no halló evidencia de que la diversidad de especies esté relacionada, de manera simple, con la diversidad de especies de plantas (Ralph 1987). En efecto, cuando se excluyeron del análisis los pastizales, se registró una relación inversa entre abundancia y diversidad de vegetación, y abundancia y diversidad de aves. Ralph sostiene que los principales factores de correlación y predicción de abundancia de especies individuales de aves en su estudio realizado en Argentina son la abundancia de ciertos grupos clave de plantas y no los niveles totales de diversidad vegetal.

A3. Hipótesis de Disponibilidad de Recursos

Otras investigaciones indican que la distribución de especies individuales puede explicarse mejor en términos de la distribución de alimentos (ej. Wunderle 1987). La avifauna tropical muestra un alto grado de especialización en su dieta y ciertos gremios o especies dependen, marcadamente, de una variedad limitada de recursos alimenticios. La evidencia de apoyo a la hipótesis de disponibilidad de recursos proviene de estudios de comunidades de aves en claros y márgenes de bosque. La creación de estos hábitats de borde se caracteriza por un floreciente crecimiento secundario, que atrae a frugívoros y nectarívoros (Levey 1988).

El estudio de Willson *et al.* (1982) del uso de claros de luz por parte aves frugívoras norteamericanas determinó que la actividad máxima de éstas corresponde con los períodos pico de fructificación. Las mayores concentraciones de aves frugívoras en claros pueden ser un resultado directo de la mayor concentración de plantas que fructifican en éstos. En el estudio de Levey (1988), efectuado en Costa Rica, sobre la avifauna en claros formados por la caída de árboles, éste documentó que un 40% de las especies de aves se encontraban con mayor frecuencia en claros que bosque intacto. Las plantas de los claros tienden a producir más frutos durante períodos más largos de tiempo que especies similares que fructifican bajo el dosel cerrado. En el estudio, la abundancia de frugívoros en el sotobosque está positivamente correlacionada con la abundancia de plantas con frutos (Levey 1988). De manera similar, Lovejoy *et al.* (1986) indican que el mayor asoleamiento en los márgenes del bosque fomenta el crecimiento secundario, aumentando la concentración de recursos y atrayendo folívoros.

Wong (1986) estudió la organización trófica de las aves del sotobosque en un bosque en Malasia y descubrió que el bosque que se regeneraba mostraba una menor abundancia mensual de plantas en estado reproductivo ($p<0.001$) y un período de cuatro meses de menor abundancia de artrópodos ($p=0.05$). Si bien el estudio no establece un nexo directo entre abundancia de recursos y comunidades de aves, Wong señala que la menor cantidad de recursos alimenticios en el bosque que se regeneraba reflejaba la mejor riqueza y abundancia de especies de aves registrada en dichos bosques, en comparación con el bosque primario.

A4. Microclima

Karr y Freemark (1983) reconocen que la vegetación puede ser importante como un factor aproximado en la formación de comunidades de aves, pero arguyen que el microclima (especialmente temperatura y humedad) actúa como la determinante fundamental mediante presión fisiológica directa o, indirectamente, a través de la distribución y disponibilidad de recursos alimenticios. Dichos autores documentaron la estructura de la vegetación y las gradientes microclimáticas en un bosque de Panamá y concluyeron que las aves buscan microclimas óptimos por razones fisiológicas. Los trabajadores que describen la respuesta de las aves a una variedad de tipos y magnitudes de alteración del bosque señalan al microclima como un factor clave en la formación de las comunidades de aves (Canaday 1997; Johns 1986, 1989, 1991 y 1996; Lovejoy *et al.* 1986; Mason 1996; Stouffer y Bierregaard 1995b; Wunderle 1987). Las especies de aves terrestres del sotobosque son particularmente vulnerables a las alteraciones en la luz difusa y las estables condiciones microclimáticas del interior del bosque (Thiollay 1992). Una variedad de estudios han documentado marcadas disminuciones o desaparición total

de aves insectívoras terrestres (Willis 1979; Johns 1991; Thiollay 1992) e insectívoras seguidoras de hormigas (Bierregaard y Lovejoy 1989; Thiollay 1992) posteriores a disturbios. Se ha observado que algunas de dichas especies no cruzan áreas abiertas, iluminadas por el sol en el bosque (Stouffer y Bierregaard 1995b).

Un estudio realizado por Johns (1989) brinda evidencia de apoyo a la observación de Karr y Freemark (1983) en sentido de que el microclima da forma a las comunidades de aves, indirectamente, a través de la distribución de recursos alimenticios. En un estudio realizado en Malasia sobre la respuesta de las aves a la extracción forestal, Johns (1989) determinó que las aves terrestres desaparecen del bosque aprovechado debido a los efectos de los cambios microclimáticos en la microfauna de la hojarasca. El mayor asoleamiento seca y endurece el suelo, alterando la fauna de la hojarasca, con efectos adversos sobre las aves que se alimentan de artrópodos presentes en ésta (Lovejoy *et al.* 1986). Johns (1989) observó que una alta proporción de especies retorna, a la larga, a los bosques aprovechados pero con menor abundancia y atribuyó esto a la formación de un dosel cerrado, que vuelve a crear el microclima fresco y húmedo típico del interior del bosque.

A5. Claros formados por la caída de Arboles

Existe evidencia opuesta en cuanto a la contribución que prestan los claros formados por la caída de árboles a la diversidad de aves, permitiendo la agrupación de distintas aves especialistas en claros. Un estudio de la aves de los claros formados por la caída de árboles en Panamá determinó que la riqueza de especies es mayor en claros que en el interior del bosque y atribuyó esta diferencia al hábitat *de borde* más heterogéneos que brindan los claros (Schemske y Brokaw 1981). Los citados autores concluyen que las agrupaciones de aves de claros y del bosque son distintas y que existen *especialistas en claros* identificables. El estudio de Levey (1988) de claros formados por la caída de árboles en Costa Rica, determinó también que los claros contienen un número mayor de individuos que el interior del bosque. Los dos gremios que eran especialmente abundantes en claros - frugívoros y nectarívoros - estaban asociados con altas concentraciones, correspondientes, de plantas productoras de frutos y polinizadas por colibríes. Schemske y Brokaw (1981) no recolectaron datos sobre abundancia de alimento, pero postulan que la diversidad de oportunidades de forrajeo y la mayor productividad explican la mayor riqueza de especies en los claros formados por la caída de árboles.

En contraste con los estudios anteriormente citados, Wunderle *et al.* (1987) no hallaron diferencias en la riqueza de especies entre el interior del bosque y los claros formados por la caída de árboles en un estudio realizado en Puerto Rico. Si bien éstos hallaron un mayor número de aves en claros, arguyen que este hecho no refleja una verdadera preferencia en cuanto a hábitat, sino que es resultado de las aves que habitan el dosel y salen a los claros, produciendo una mayor abundancia de especies ocasionales del dosel, y de especies del sotobosque que entran y salen de los claros. Dichos autores sostienen que los claros de los bosques de Puerto Rico son demasiado pequeños e infrecuentes para permitir la existencia de *especialistas en claros*. Sus conclusiones han sido corroboradas por Willson *et al.* (1982), quienes no hallaron diferencias en la distribución de aves panameñas entre claros y el interior del bosque. Estos observaron que la escasez de frutos en claros puede explicar la distribución pareja de frugívoros, pero comprendieron que esta hipótesis no explica los patrones de otras especies de aves.

A6. Resumen

Los estudios de la organización de las comunidades de aves señalan como las principales determinantes de la diversidad de aves a la estructura de la vegetación, la composición de la vegetación, la disponibilidad y abundancia de alimento y el microclima. Una gran cantidad de trabajos apoyan la hipótesis de MacArthur y MacArthur (1961) que señala que la diversidad de altura del follaje es un buen factor para predecir la diversidad de aves. Sin embargo, las diferencias en cuanto a la metodología y el enfoque de dichos estudios dificultan el planteamiento de generalizaciones entre distintos sitios.

La evidencia cuantitativa que establece nexos entre otros atributos del bosque y la diversidad de aves es más limitada. No obstante, los estudios de la respuesta de las aves a las alteraciones han llevado a los investigadores a la conclusión de que los factores floríticos, el alimento y el microclima influyen en la organización de las comunidades. Dichos factores están, generalmente, correlacionados, dificultando en extremo la tarea de separar el rol de cada uno (Bowen *et al.* 1990; Mason 1996). Asimismo, la escala de tiempo y espacio influye en las conclusiones de un estudio (Karr y Freemark 1983). Este último punto está ilustrado por un reciente estudio de los determinantes de riqueza de aves en distintas escalas espaciales. Bohning-Gaese (1997) descubrieron que los estudios efectuados en escalas espaciales reducidas enfatizan los efectos de la diversidad del micro hábitat (heterogeneidad del hábitat - DAF) en la estructura de las comunidades de aves, mientras que los estudios de mediana escala enfatizan la importancia de la diversidad de hábitat y los estudios biogeográficos hacen hincapié en las variables relacionadas con la disponibilidad de energía, tales como la altitud y la temperatura.

B. Revisión de las Determinantes para la Diversidad de Epífitas

Hasta un 25 a 35% de la diversidad vegetal de los bosques tropicales se puede atribuir a las plantas epífitas (Gentry y Dodson 1987a). Aparte de ser un grupo muy diverso en sí, las epífitas contribuyen a la diversidad global del bosque, brindando frutos, nectar, agua y otros materiales a otros organismos y se consideran un recurso clave debido a su capacidad para interceptar y reciclar nutrientes dentro de los ecosistemas (Nadkarni y Matelson 1988).

A pesar de la contribución de las epífitas a la biodiversidad del bosque, la dificultad de acceso al dosel ha limitado el estudio de la taxonomía y ecología de estas plantas (Benzing 1990; Lowman y Whitman 1996). Existen pocos estudios cuantitativos y analíticos sobre epífitas (Heitz-Siefert *et al.* 1996) y aún menos que vinculen características específicas de estructura y composición del bosque con la estructura de las comunidades de epífitas. No obstante, los estudios que se discuten a continuación sí contribuyen a una comprensión general de la forma en que las características del substrato de los árboles hospederos y los factores microclimáticos ayudan a determinar la diversidad de especies en las comunidades de epífitas.

B1. Características del Substrato

Las plantas epífitas son organismos que requieren de un substrato para fijarse y del cual adquieren nutrientes. Consiguientemente, las características del substrato, tales como tamaño, contenido de nutrientes, textura e inclinación del soporte tienen un papel importante en el éxito de las epífitas y, en el fondo, cumplen una función considerable en el desarrollo de comunidades de dichas plantas a lo largo del tiempo.

B1a. Tamaño del Soporte

El tamaño (diámetro) de los árboles hospederos influye directamente en la abundancia y diversidad de epífitas que pueden establecerse y crecer sobre éstos. Por ejemplo, Johannson (1974) reporta una correlación positiva entre el tamaño del soporte y la riqueza de especies de epífitas en los bosques húmedos del África Occidental. Catling y Lefkovich (1989) también hallaron una relación significativa entre tamaños de tronco y asociación de epífitas en Guatemala y ter Steege y Cornelissen (1989) presentan resultados similares en Guyana. En México, Zimmerman y Olmsted (1992) determinaron que orquídeas y tilandsias, los dos grupos más comunes de epífitas, utilizan soportes significativamente distintos en cuanto a tamaño. Se encontraron orquídeas en soportes de 5 a 15 cm de diámetro, mientras que las tilandsias se hallaron, exclusivamente, en soportes menores a 1 cm de diámetro. Las relaciones entre la composición de las comunidades de epífitas y el tamaño del soporte en el dosel del bosque son más marcadas en los bosques húmedos, donde las preferencias distintivas de hábitat se acentúan con la adición de gradientes correlacionadas de luz y humedad (Zimmerman y Olmsted 1992).

Existen varias posibles explicaciones de la relación que existe entre el tamaño del soporte y la diversidad de epífitas. Estas son (i) los árboles grandes tienen ramas de gran tamaño, las cuales pueden mantener poblaciones mayores de epífitas, (ii) los árboles grandes son, generalmente, más viejos, lo que significa que ha transcurrido más tiempo para la colonización por parte de dichas plantas y (iii) la corteza de los árboles grandes y más viejos habrá estado más expuesta a los elementos, lo cual facilita el establecimiento y la supervivencia de las plantas epífitas. Asimismo, la mayor presencia de cianobacterias, algas, líquenes y briófitas en los troncos más antiguos aumenta la retención de agua y la disponibilidad de nutrientes, ofreciendo más recursos (y la posibilidad de repartición de éstos) (Catling y Leftkovich 1989).

B1b. Contenido de Nutrientos en los Suelos del Dosal

El humus que se acumula en las ramas grandes y troncos de los árboles del dosel forma colchas, las cuales permiten el crecimiento de una diversidad de epífitas. Las fuentes de nutrientes de los suelos del dosel incluyen deposición atmosférica, caída de hojarasca, corteza de los árboles hospederos y excrementos y otra materia orgánica depositada por animales, además de los insumos de organismos fijadores del nitrógeno. Lesica y Antibus (1991) analizaron el contenido de nutrientes del humus en los bosques húmedos de Costa Rica y hallaron una diferencia de, al menos, el quíntuple entre árboles del mismo sitio. Dichos autores conjeturan que la variabilidad en el contenido de nutrientes de los suelos promueve la diversificación de nichos y la riqueza de especies de epífitas, como en el caso de las plantas

terrestres, si bien aún no se han efectuado estudios para documentar dicho patrón para comunidades de plantas epífitas.

B1c. Textura

La textura de la corteza puede afectar la capacidad de las epífitas para fijarse, adecuadamente, a un substrato. Por consiguiente, los árboles con cortezas ásperas presentan, frecuentemente, una flora rica en dichas plantas. Se supone que esto se debe a que las cortezas profundamente fisuradas facilitan el establecimiento y la germinación de semillas y esporas (Johannson 1974; ter Steege y Cornelissen 1989). A la inversa, las cortezas que se descascarán o exfolian dificultan la colonización por epífitas. La importancia de la textura de la corteza para el éxito de las epífitas se encuentra documentada en un estudio sobre hemiepífitas efectuado en la Isla Barro Colorado, en Panamá (Todzia 1986), en el que la gran abundancia de hemiepífitas en una especie particular de árboles se explica por su corteza espinosa, mientras que la particularmente baja incidencia de dichas plantas en otra especie se atribuye a su corteza lisa y descascarable.

La textura de la corteza también determina la porosidad del substrato y su capacidad de retención de agua (Todzia 1986). Las superficies lisas tienen poca capacidad de retención de agua y de absorción y adsorción de nutrientes lixiviados. El establecimiento de cianobacterias, algas, líquenes y musgos también aumenta la capacidad de absorción de agua de un substrato (Catling y Leftkovich 1989).

B1d. Inclinación

La inclinación o ángulo del soporte determina la acumulación de materia orgánica en la cual las plantas epífitas se arraigan. Los árboles con troncos y ramas inclinados son más aptos para mantener abundantes comunidades de epífitas, que los árboles con fustes y ramas verticales. Sudgen y Robins (1979) estudiaron comunidades de epífitas en dos regiones montañosas de Colombia. Estos establecieron que la diversidad de especies de epífitas era tres veces más alta en la Sierra Nevada, pero que Serranía contaba con una mayor abundancia de estas plantas. Dichos autores atribuyen las mayores densidades de epífitas al hecho de que los árboles en Serranía tendían a ser más bajos, retorcidos e inclinados, proporcionando mayor acumulación de materia orgánica que los árboles de la Sierra Nevada, donde los árboles tienen fustes verticales y forman un dosel amplio y ramificado.

En contraste con el estudio mencionado, Kernan y Fowler (1995) estudiaron un gremio de epífitas en Costa Rica y no hallaron evidencia de que la distribución estuviera afectada por factores de las ramas como la altura, diámetro, textura y ángulo de ramificación.

En líneas generales, sin embargo, los trabajos mencionados sugieren que las características estructurales tienen un papel importante en la determinación de la diversidad de especies de epífitas.

B2. Factores Climáticos

Como organismos que habitan en el dosel, las plantas epífitas están sujetas a extremos de asoleamiento, temperatura, humedad y viento. Estas carecen de una fuente regular de nutrientes y agua por lo que deben soportar frecuentes y prolongadas carestías de éstos (Nadkarni 1994). Los siguientes estudios discuten la forma en que la variación en la regularidad y disponibilidad de humedad y otras variables climáticas afectan la diversidad de epífitas.

B2a. Humedad

La importancia de la humedad sobre la diversidad de epífitas está claramente demostrada en el trabajo de Gentry y Dodson (1987b) en el Ecuador. Estos compararon la flora de bosques secos, húmedos y muy húmedos de tierras bajas y hallaron que las especies epífitas constituyen el 2, 8 y 35% de ésta, respectivamente. En Río Palenque, el sitio correspondiente a bosque muy húmedo, se muestrearon todas las plantas dentro de una parcela de 0.1 ha y se llegó a la conclusión que este era el bosque más rico en especies muestreado hasta la fecha, debido, en gran parte, a la contribución de las epífitas a la diversidad (Gentry y Dodson 1987a). Los datos climáticos y de riqueza de especies provenientes de otros lugares de la región centroamericana muestran la misma relación directa entre la diversidad de epífitas y la humedad. Del mismo modo, si bien no se midieron variables climáticas, el estudio efectuado por Zimmerman y Olmsted (1992) en un bosque estacionalmente inundado de Méjico atribuye la abundancia y diversidad de epífitas de este sitio a la alta humedad mantenida por el agua estancada, que persiste incluso durante la estación seca.

Dentro de un bosque, existe una continua gradiente vertical climática, que se extiende desde el suelo hasta la parte superior de los árboles de mayor altura (Johannson 1974). La tasa de evaporación de los varios niveles de un bosque húmedo disminuye, de forma constante, desde el dosel hacia el suelo. Las epífitas generalmente prefieren las regiones sombreadas y húmedas del dosel medio, en vez de los ambientes inclementes y expuestos del dosel superior (Lowmann y Whitman 1996). Además de ser resultado de la menor humedad general, la menor diversidad de epífitas en zonas más secas podría ser resultado parcial de la reducida diversidad de hábitat. En particular, los sitios más secos y abiertos carecen de gradientes pronunciadas de luz y humedad, las cuales promueven la diversificación de nichos (Benzing 1990).

B2b. Cobertura Nubosa

La mayor precipitación no siempre significa una mayor diversidad de epífitas. Sudgen y Robins (1979) establecieron que la gran precipitación, típica de las tierras bajas húmedas, puede afectar adversamente a las epífitas. Las frecuentes lluvias torrenciales pueden desarraigar, fácilmente, los propágulos de las epífitas, evitando su establecimiento. Otro efecto adverso potencial de las copiosas lluvias es la lixiviación de nutrientes de los suelos del dosel (Lesica y Antibus 1991). El estudio de comunidades de epífitas en dos cadenas montañosas, efectuado por Sudgen y Robins (1979), llevó a estos autores a la conclusión de que la cobertura nubosa es más importante que la precipitación para el éxito de estas plantas. La humedad derivada de la cobertura nubosa parece ser más beneficiosa que la precipitación. No obstante, dichos

investigadores señalan que la cobertura nubosa, en sí, no explica la alta diversidad de epífitas vasculares en el sitio de estudio y que se requiere mayor investigación para comprender mejor las diferencias observadas.

B3. Efectos de la Fragmentación del Bosque

La fragmentación del bosque expone a las comunidades de epífitas a las presiones causadas por mayor asoleamiento, viento y temperatura. Dichas condiciones afectan, adversamente, a la mayoría de las especies de epífitas. Por ejemplo, Turner *et al.* (1994) determinaron que, en Singapur, las epífitas sufrían las mayores pérdidas de especies a causa de la deforestación y las alteraciones. Mientras que un 39% de todas las especies vegetales se extinguieron localmente en Singapur, 62% de las epífitas había desaparecido. De igual forma, Williams-Linera *et al.* (1995) escogieron seis especies de orquídeas como indicadoras de un bosque nublado en Méjico y descubrieron que ningún fragmento de bosque contenía la diversidad original y completa de epífitas.

Hietz-Seifert *et al.* (1996) estudiaron la diversidad de epífitas en Méjico, en un bosque que había sido parcialmente aprovechado hace 28 años. Los autores muestran una variedad de parcelas de bosque alterado y sin alterar, y determinaron que el número de especies de epífitas por árbol disminuía en el siguiente orden: bosque primario, corredor de bosque a lo largo de un arroyo, árboles aislados en un pastizal y árboles cultivados (*Citrus* y *Cedrela*). Sin embargo, la riqueza de especies en los árboles aislados y el corredor de bosque correspondieron con los valores más bajos del rango de diversidad de especies hallado en los sitios de bosque sin alteración.

El mismo estudio muestra diferencias entre las parcelas, en la forma en que las epífitas se distribuyen en cada árbol. En los árboles de los pastizales, más de un tercio de la biomasa total de epífitas se encontró en la parte inferior del fuste, mientras que la acumulación de biomasa en los árboles del corredor de bosque se concentró en la parte superior del tronco. El bosque sin alteración mostraba acumulación de biomasa en las regiones más altas y livianas de los árboles. La distribución de biomasa epífita refleja diferencias microclimáticas (Hietz-Seifert *et al.* 1996). Los autores observaron que las epífitas -esciófitas y sensibles a la sequía- del sotobosque no se establecen en árboles aislados, mientras que las especies resistentes a la sequía, típicas del bosque secundario, crecían adecuadamente.

B4. Resumen

Los estudios anteriormente citados muestran que las determinantes de la diversidad de epífitas funcionan en varias escalas. Las diferencias de diversidad entre distintos sitios del bosque se pueden atribuir a factores climáticos, siendo los sitios más húmedos, en general, más diversos en cuanto a epífitas. Las diferencias estructurales entre bosques, tales como la forma y tamaño promedio de los árboles, pueden, también, explicar ciertas diferencias en la composición de las comunidades. Las marcadas gradientes verticales de luz y humedad pueden proporcionar estratificación vertical a la diversidad de epífitas. Los factores tales como tamaño de los árboles, inclinación, características de la corteza y diferencias correlativas en acumulación de suelo son, también, importantes para explicar las diferencias en la carga de epífitas entre los distintos

árboles. En ciertos casos, si dichos factores varían marcadamente entre especies de árboles, pueden existir asociaciones específicas entre especies de árboles y epífitas.

Varios estudios sugieren que las comunidades de epífitas son muy susceptibles a las alteraciones del bosque. El principal mecanismo que explica este hecho es que la alteración del bosque aumenta la temperatura y disminuye la humedad en el dosel del bosque residual, factores que se sabe reducen la conveniencia del hábitat para la mayoría de las especies de epífitas, si bien una pequeña fracción de éstas se desarrollará mejor en estas condiciones más difíciles.

C. Revisión de las Determinantes para la Diversidad de Lepidópteros

Virtualmente ninguno de los estudios analizados en la revisión bibliográfica brindó evidencia que vincule la diversidad de las comunidades de lepidópteros con rasgos específicos de composición o estructura de su hábitat en el bosque (la única excepción la constituye el de Kremen 1992). Más bien, dichos estudios describen, típicamente, las comunidades de lepidópteros en uno o más hábitats alterados con bosque primario, pero no relacionan las diferencias observadas con variables específicas del hábitat (Cuadro IV-3).

Los resultados de los estudios son también algo contradictorios, dificultando las generalizaciones sobre la respuesta de las comunidades de lepidópteros a las alteraciones. En la siguiente discusión, los estudios se dividen en dos grupos: los que establecen que las alteraciones causan una *disminución* de la diversidad de especies de lepidópteros y los que establecen que éstos causan *un aumento* de la diversidad.

Cuadro IV-3 Resumen de los estudios sobre el impacto de las alteraciones en la diversidad de lepidópteros.

Fuente	Tipo de alteración o sucesión	Efecto sobre los lepidópteros
Bowman <i>et al.</i> 1990	agricultura de corte y quema	la diversidad de especies de aves, lepidópteros y reptiles aumenta a lo largo de la gradiente de sucesión
Daily y Ehrlich 1995	fragmentación	la diversidad de lepidópteros disminuye
Hamer <i>et al.</i> 1997	gradiente de alteración	la diversidad de lepidópteros es más alta en sitios sin protección
		la distinción taxonómica de lepidópteros es mayor en sitios sin alteración
Hill <i>et al.</i> 1995	extracción forestal	la riqueza, abundancia y uniformidad de especies disminuye
Holloway <i>et al.</i> 1992	extracción forestal, conversión	la diversidad y calidad taxonómica de mariposas nocturnas disminuye
Lawton <i>et al.</i> 1997	gradiente de alteración (cerca de bosque primario, bosque secundario antiguo, plantación, barbecho)	la riqueza de especies de lepidópteros es mayor en bosque secundario antiguo
Leps y Spitzer 1990	hábitat ruderaral y de transición	la media de riqueza de especies, la media de diversidad y el número medio de individuos de lepidópteros es menor en el bosque y mayor en áreas rurerales
Lovejoy <i>et al.</i> 1990	aislamiento	la riqueza de especies de lepidópteros aumenta
Pinheiro y Ortiz 1992	bosque de galería, cerrado, campo sucesional	la diversidad y riqueza de especies de lepidópteros es mayor en el cerrado
Raguso y Llorente-Bousquets 1990	extracción forestal y ganadería	la riqueza de especies generalistas de lepidópteros aumenta
Spitzer <i>et al.</i> 1993	cultivos	la riqueza, diversidad y abundancia de especies aumenta
Spitzer <i>et al.</i> 1997	formación de claros debida a la extracción forestal	la riqueza y diversidad de especies de lepidópteros aumenta
Wood y Gillman en imprenta	extracción forestal y plantaciones abandonadas de cacao	la riqueza de especies de lepidópteros aumenta

C1. Reducción de la Diversidad Posterior a las Alteraciones

En varios estudios se reportan disminuciones en la diversidad y riqueza de especies, posteriormente a alteraciones tales como la extracción forestal y la conversión (Bowman *et al.* 1990; Daily y Ehrlich 1995; Hill *et al.* 1995; Holloway *et al.* 1992). En Malasia, Holloway *et al.* (1992) hallaron una reducción de la diversidad de mariposas nocturnas posteriormente a alteraciones del bosque, así como mayores posibilidades de reducciones irreversibles causadas por la conversión del bosque a plantaciones. La tendencia de disminución de la diversidad de lepidópteros, como consecuencia de las mayores alteraciones, también está sustentada por datos provenientes de Papúa y Nueva Guinea, donde la diversidad de lepidópteros, aves y reptiles muestra una disminución entre el bosque de clímax y el hábitat de sucesión temprana (Bowman *et al.* 1990). Del mismo modo, en Costa Rica, Daily y Ehrlich (1995) determinaron que la fragmentación del bosque empobrece la fauna de lepidópteros, mientras que Hill *et al.* (1995) documentaron la disminución de riqueza y diversidad de lepidópteros, posteriormente al aprovechamiento forestal selectivo.

Los citados autores atribuyen la mayor riqueza y diversidad de especies del bosque sin alterar a la complejidad estructural y la riqueza florística de estos hábitats de sucesión tardía. Las especies del dosel cerrado se caracterizan por sus limitadas distribuciones geográficas y la alta especificidad al hábitat (Spitzer *et al.* 1993; Spitzer *et al.* 1997; Thomas 1991). Ciertas especies de aves y lepidópteros, las cuales pueden depender de una variedad muy limitada de plantas hospederas, parecen ser particularmente vulnerables a las alteraciones (Bowman *et al.* 1990). Spitzer *et al.* (1993) observaron que, en particular, algunas especies del sotobosque halladas exclusivamente en el interior del bosque no pueden migrar a través de áreas abiertas e iluminadas. Los cambios microclimáticos causados por la alteración del bosque, tales como aumento de asoleamiento, penetración del viento y fluctuación de humedad y temperatura del aire, tienen efectos adversos en las especies del interior del bosque, evitando que éstas habiten en bosques alterados (Daily y Ehrlich 1995; Karr y Freemark 1983; Lovejoy *et al.* 1986). En estudios realizados en Costa Rica, se ha demostrado que los niveles de luz tienen un papel importante en la estratificación de las mariposas. DeVries (1988) determinó que las especies del dosel y los márgenes del bosque habitan la interfase entre áreas sombreadas y soleadas, en las que los niveles de luz son aproximadamente iguales, sin importar la altura. El bosque sin alteraciones y con dosel cerrado permite que una diversa fauna de lepidópteros ocupe distintas zonas de distribución con distintos niveles de luz.

C2. Aumento de la Diversidad Posterior a las Alteraciones

En contraste con los estudios anteriores, otros investigadores han documentado un aumento de la riqueza y diversidad de especies de lepidópteros, posteriormente al aprovechamiento forestal (Raguso y Llorente-Bousquets 1990; Spitzer *et al.* 1997; Wood and Gillman en prensa) y otras formas de alteración o modificación de hábitat (Hamer *et al.* 1997; Leps y Spitzer 1990; Lovejoy *et al.* 1986; Spitzer *et al.* 1993). Hamer et al. (1997) establecieron que la diversidad de lepidópteros es mayor en bosques secundarios desprotegidos que en bosques primarios total y parcialmente protegidos. Del mismo modo, en Vietnam, Spitzer *et al.* (1993) determinaron que la riqueza, densidad y diversidad de lepidópteros eran mayores en hábitats rurales que en bosque de clímax. Un estudio realizado en el Brasil (Lovejoy *et al.* 1986)

muestra que después de un año de aislamiento, la riqueza de especies de lepidópteros se incrementa a un nivel superior al registrado previamente a la separación en fragmentos. Lo que llevó a los autores a la conclusión de que los mayores niveles de luz causados por las alteraciones son la causa de la reestructuración de la comunidad de lepidópteros. El mayor asoleamiento de los márgenes del bosque fomenta el crecimiento secundario, tal como el rebrote, aumentando la abundancia de recursos y atrayendo folívoros. Kremen (1992) brinda evidencia de apoyo, al documentar que las áreas de mayor diversidad floral y de lepidópteros corresponden con los sitios más soleados y alterados. En efecto, Kremen correlaciona estadísticamente la diversidad de lepidópteros con la diversidad de plantas con flores. Este y otros estudios apoyan la opinión de que el bosque alterado brinda un mosaico de microhabitats, atrayendo a lepidópteros del margen del bosque, los que prefieren el bosque secundario bien iluminado, migrantes y especies de sucesión temprana. Esta heterogeneidad del hábitat puede sustentar una mayor cantidad de especies que el bosque primario sin alterar (Blau 1980; Hill *et al.* 1995; Lovejoy *et al.* 1986; Wood y Gillman en imprenta).

Si bien las alteraciones constituyen un importante mecanismo para mantener la diversidad de especies, ésta tiene un efecto adverso sobre la diversidad taxonómica. A pesar de aumentar la riqueza y diversidad general, las alteraciones ponen en peligro a las especies endémicas restringidas a los bosques de dosel cerrado (Hill *et al.* 1995; Spitzer *et al.* 1993; Thomas 1991). Lawton *et al.* (en imprenta) determinaron que la riqueza de especies de lepidópteros es mayor en bosques secundarios antiguos, seguida por bosque primario, disminuyendo sucesivamente con la mayor modificación del hábitat. Dichos autores concluyen que si bien las alteraciones pueden aumentar la riqueza de especies, éstas alteran la estructura trófica y reemplazan a las especies de bosque primario con especies de hábitats alterados y de menor valor de conservación. La evidencia de apoyo proviene de un estudio sobre lepidópteros de Indonesia, en el que, nuevamente, se observó que el carácter biogeográfico *distintivo* de las comunidades de lepidópteros disminuye con el aumento de las alteraciones, a pesar de que en el bosque secundario alterado se registra la mayor diversidad de estos insectos (Hamer *et al.* 1997).

C3. Resumen

Los estudios citados muestran que las alteraciones de las comunidades de lepidópteros del bosque causan cambios en la composición de éstas. Una respuesta común a las alteraciones del bosque primario es la pérdida de especies que dependen del bosque intacto para su supervivencia. Dichas especies son reemplazadas, en distinto grado, por especies que prefieren las alteraciones. El grado en que dicho reemplazo se produce varía, considerablemente, entre sitios. En lugares de bajo reemplazo, las alteraciones causan una reducción de la diversidad de lepidópteros, mientras que en aquellos con alto reemplazo, pueden causar un aumento de la diversidad de especies, enmascarando la pérdida de especies que dependen del bosque primario.

Estos estudios sugieren que las principales determinantes para la diversidad en las comunidades de lepidópteros son, generalmente, la estructura del bosque, la diversidad florística, los recursos alimenticios, el microclima y los niveles de luz (Daily y Ehrlich 1995; Lepš y Spitzer 1990; Lovejoy *et al.* 1986). Sin embargo, como lo comentan Bowman *et al.* (1990), es muy difícil separar y evaluar la contribución relativa, a nivel individual, de dichos factores en la dinámica de comunidades de lepidópteros. Asimismo, la importancia relativa de cada mecanismo

podrá variar enormemente, dependiendo del hábitat y la comunidad, el gremio o la especie en estudio. Lamentablemente, el estudio de Kremen (1992) es el único que cuantifica, exitosamente, la relación entre un rasgo del bosque (riqueza floral) y diversidad de lepidópteros y, por lo tanto, la base para predecir la respuesta de las comunidades de lepidópteros a nuevos tipos de alteración, tales como regímenes alternativos de aprovechamiento forestal, es bastante limitada en la actualidad.

SECCION V

DISPONIBILIDAD DE DATOS PROVENIENTES DE TARUMÁ

El plan de manejo de Tarumá describe los datos disponibles de dicha concesión. La adquisición de datos está enfocada, principalmente, en los atributos del bosque útiles para el manejo de las especies maderables comerciales, al margen, se registran algunos datos adicionales. En general, la amplitud de los datos recolectados es bastante buena, en comparación con un inventario forestal típico. En el presente documento no se evalúa la calidad del diseño ni la intensidad de muestreo, pues el enfoque principal está en el tipo de datos recolectados.

Las parcelas de inventario son censadas, en su totalidad, contándose todos los individuos de especies arbóreas con dap mayor a 20 cm. Las clases de tamaño menores se sub-muestrean, con el siguiente orden, decreciente, de intensidad de muestreo: fustales ($10 < \text{dap} < 20$ cm), latizales ($5 < \text{dap} < 9.9$ cm) y brinzales ($\text{dap} < 5$ cm y altura > 1.3 m).

Para todos los árboles con dap mayor a 10 cm (fustales y mayores), se registra la siguiente información:

- diámetro
- especie
- calidad del fuste
- altura de fuste libre
- altura total

En el caso de latizales y brinzales, no se registra la altura y el diámetro individual, sólo el número de individuos de cada especie y clase de tamaño.

También se registran los árboles de particular importancia para la fauna silvestre. Se toma nota de los árboles vivos y muertos en pie, así como la presencia de indicios de uso de los árboles por parte de abejas o murciélagos.

Puesto que el plan de manejo de Tarumá también considera la utilización comercial del asaí (*Euterpe precatoria*) para palmito, se efectuó un inventario completo de palmeras. Se asignaron todas las palmas con tronco a una de las siguientes clases de altura: < 3 m, 3.6 m, 6-9 m, 9-12 m, 12-15 m o > 15 m. Las palmeras acaules se asignaron a las clases de altura de < 40 cm, 40-80 cm o > 80 cm.

Estos datos de inventario son suficientes como para representar, detalladamente, la estructura y composición del bosque. La única deficiencia considerable es que no se registran datos sobre arbustos y vegetación no leñosa tal como bejucos y plantas del género *Heliconia*. Esto constituye un problema, particularmente, en el bosque de galería donde estas últimas forman gran parte de la estructura del bosque.

Otros datos que pueden ser útiles para la interpretación del impacto del aprovechamiento forestal sobre la biodiversidad son los inventarios previos a la extracción, que se efectúan en cada bloque de corta. Estos incluyen la ubicación de todas las especies comerciales, identificación de los árboles a ser derribados y los que se dejarán como semilleros, e información topográfica necesaria para la planificación de caminos y patios de acopio para la extracción. Aún si no se efectúan evaluaciones de daños post-aprovechamiento, será posible llevar a cabo una estimación razonable de la cantidad y distribución de los daños causados al bosque durante una cosecha dada.

SECCION VI

EVALUACION DE LA SUPERPOSICION ENTRE LOS DATOS DE TARUMA Y LOS DATOS NECESARIOS PARA MODELAR LOS IMPACTOS EN LA BIODIVERSIDAD

La presente sección está enfocada en la pregunta clave para este informe:)los datos actualmente recolectados en la concesión Tarumá permitirán la evaluación del impacto de los planes alternativos de manejo sobre la biodiversidad del bosque?

Dicha pregunta se responderá mediante una comparación de las determinantes importantes para la diversidad de especies locales de aves, lepidópteros y epífitas, señaladas en la revisión bibliográfica (Sección V), y los datos que se recolectan, actualmente, en Tarumá (descritos en la Sección VI). Sólo se considerarán aquellas variables que afecten la diversidad *local* de especies. Por ejemplo, en la revisión bibliográfica se determinó que las diferencias en precipitación son responsables de las diferencias en diversidad de epífitas entre distintos sitios. Dichas determinantes regionales de diversidad no son de gran utilidad para predecir los impactos locales del aprovechamiento forestal. No obstante, descubrimientos como el hecho de que el microclima puede explicar la distribución de especies de epífitas en un árbol son muy útiles, ya que se aplican en la misma escala que los impactos del aprovechamiento.

Se requieren tres pasos para predecir, cuantitativamente, la forma en que los cambios causados por el aprovechamiento en la composición y estructura del bosque afectará la diversidad de especies. Primero, se deben identificar las determinantes más importantes de diversidad para cada grupo de especies. Si bien la relación exacta entre una variable de hábitat y la diversidad de especies puede variar entre sitios, las mismas variables de hábitat serán importantes en distintos sitios (ej. en varios estudios se ha determinado que la diversidad del follaje es una determinante importante para la diversidad de aves, aunque la relación específica varía).

Segundo, entre los datos de Tarumá, se necesita contar con información sobre las variables de hábitat que son importantes para determinar la diversidad, ya sea directa o indirectamente, mediante algún tipo de transformación.

Finalmente, deberá conocerse la relación cuantitativa que existe entre las variables de hábitat y la diversidad del sitio en cuestión. La última condición no se puede cumplir para ninguno de los grupos de especies de Tarumá, por lo que la presente sección se limita a llevar a cabo los primeros dos pasos, es decir: identificar las determinantes importantes de diversidad establecidas en otros sitios y decidir si es posible utilizar los datos disponibles de Tarumá para modelar dichas determinantes. Si bien este método no permitirá la *cuantificación* de los posibles impactos en la diversidad de las distintas opciones de manejo, será posible realizar una jerarquización *relativa* u *ordinal* de regímenes alternativos de manejo.

En el caso de aves, epífitas y lepidópteros, se discuten los siguientes temas con respecto a las variables de hábitat de mayor efecto posible en la evaluación de impacto del manejo forestal sobre la diversidad:

- el tipo de especies que la variable de hábitat afectará (ej. todas las especies, que prefieren las alteraciones, dependientes de bosque primario, etc.)
- si los datos se recolectan actualmente en Tarumá
 - si no, si podrían ser recolectados
 - si no, si se podrían sustituir, satisfactoriamente, con datos de otros sitios
- sugerencias del curso de acción necesario para comprender mejor la relación entre variables de hábitat y el grupo de especies en cuestión.

A. Potencial para el Modelado de Impactos del Aprovechamiento Forestal sobre la Diversidad de Aves en la Concesión de Tarumá

La revisión bibliográfica y la disponibilidad de datos de Tarumá sugieren las siguientes posibilidades para la interpretación del impacto del aprovechamiento sobre la diversidad de aves (resumidas en el Cuadro VI-1):

A1. Diversidad de Altura del Follaje (DAF)

La DAF mide tanto el número de estratos vegetales, como la equidad de distribución de la vegetación entre los distintos estratos. Esta ha sido una de las correlaciones más marcadas de la diversidad general de aves. Existe cierta evidencia en sentido de que los estratos más bajos son particularmente importantes para las comunidades de aves.

Disponibilidad de datos: actualmente, los datos provenientes de Tarumá no son suficientes para calcular la diversidad de altura del follaje. Existen tres deficiencias. Primero, las medidas de los árboles incluyen diámetro, altura comercial y altura total, pero no incluyen, explícitamente, la distribución del follaje. El segundo problema es que el inventario sólo contiene información sobre árboles y no sobre vegetación no leñosa. El tercer problema es que no se cuenta con información sobre plantas menores a 1.3 m de altura o sobre la altura de los árboles menores a 20 cm de diámetro.

Estos datos son específicos al sitio, de modo que no se podrán obtener de otras fuentes, debiendo recolectarse en Tarumá.

Facilidad de recolección de datos adicionales: deberá ser posible ampliar el alcance de la toma de datos en las parcelas de regeneración para incluir todas las plantas, no sólo los árboles. Puesto que dichas parcelas son relativamente pequeñas (2 x 2 m), esto no requerirá demasiado trabajo. Asimismo, se deberá registrar la altura y el punto de ramificación de los árboles con dap mayor a 20 cm.

Se sugieren las siguientes acciones:

- C recolectar más datos de las parcelas de regeneración de Tarumá
- C comprobar si la diversidad del follaje¹, calculada sobre la base de los datos existentes de inventario, se correlaciona con la diversidad del follaje una vez que se disponga de un juego completo de datos. Si éstos se correlacionan marcadamente, entonces se podrían usar como substituto de la estructura completa de la vegetación.

A2. Densidad de Tallos del Sotobosque (DTS)

La DTS es la medida de los tallos de todas las especies vegetales < 5 cm de dap. Esta incluye bejucos, plantas herbáceas y pastos. Mason (1996) estableció que la DTS es el mejor factor de predicción de impactos del aprovechamiento forestal sobre las comunidades de aves, en una variedad de bosques aprovechados y tratados silviculturalmente. Actualmente, no se dispone de la DTS en los datos de Tarumá, puesto que no se han registrado datos de la vegetación no arbórea, además de no existir datos sobre individuos menores a 1.3 m de altura.

En general, no se dispone de datos sobre la correlación entre la DTS y la abundancia de árboles de diámetros grandes, provenientes de otros sitios.

Facilidad de recolección de datos adicionales: al igual que en el caso de la DAF, debería ser posible ampliar el alcance de la toma de datos en las parcelas de regeneración para incluir todas las plantas, no sólo los árboles.

Se sugieren las siguientes acciones:

- C comenzar a recolectar datos auxiliares en Tarumá
- C comprobar si es posible utilizar datos sobre regeneración (exclusivamente de árboles) como substitutos para toda la vegetación.

El hecho de que este índice ha comprobado su utilidad en la medición de los impactos de varias prácticas de aprovechamiento forestal, lo hace especialmente conveniente para el seguimiento de actividades en Tarumá.

A3. Cantidad de Cobertura del Dosal Alto (CDA)

La CDA se calcula como el porcentaje de área de bosque remanente que contiene árboles altos (> 25 m) y tiene marcada correlación con la riqueza y diversidad de aves rapaces. Actualmente, no se dispone de datos sobre CDA de Tarumá, pues la cantidad y distribución de

¹Se puede calcular una medida razonable de la densidad del follaje disponible de los datos del inventario actual de Tarumá, en función al número de copas que se interceptan a distintas alturas en una parcela. La diversidad de altura del follaje, entonces, indicaría la distribución de vegetación a lo largo de los estratos.

los daños causados durante el aprovechamiento no se mapean después de éste.

Las funciones que relacionan el área de daño al dosel del bosque con la intensidad de aprovechamiento se pueden obtener de otros sitios. Si las características del bosque y la variedad de regímenes de manejo son similares (intensidad de aprovechamiento, altura de los árboles, estructura de tamaño del bosque y tecnología de aprovechamiento), se podrán usar funciones de daños de otros sitios, para modelar los impactos del manejo sobre la CDA.

Facilidad de recolección de datos adicionales: de hecho, no existe necesidad de recolectar más datos, pues el inventario pre-aprovechamiento y los mapas de planificación servirán como una base aproximada para el cálculo de la cantidad de CDA que se eliminará durante un aprovechamiento dado. Aún mejor, sería definir una función de daño para Tarumá, mediante el mapeo y la medición del daño posterior al aprovechamiento para una variedad de tasas de extracción. La información previa al aprovechamiento y del inventario permitirá, también, el cálculo de la proporción de árboles mayores a 25 m que permanecerán después de la corta, medida que, esencialmente, corresponde a la CDA.

Se sugieren las siguientes acciones:

- C comprobar si la proporción de árboles > 25 m corresponde con la proporción de CDA (lo cual parece ser muy posible en este caso)
- C crear funciones de daños específicas para Tarumá
- C mientras tanto, revisar la conveniencia de las funciones de daños disponibles de otros sitios tales como Chimanés, Queensland y Surinam.

A4. Cantidad de Hábitat de Borde (HB)

Se ha demostrado que la cantidad de hábitat de borde es un factor importante para la predicción de la diversidad de aves. Principalmente, ésta funciona incrementando el número de especies que prefieren el bosque alterado o, en ciertos casos, especialistas en claros. Dichas especies no son, en general, el foco de las actividades de manejo dirigidas a la conservación de la biodiversidad del bosque previa al aprovechamiento. No se dispone, directamente, de HB para prescripciones específicas de aprovechamiento en Tarumá, por las razones indicadas anteriormente, es decir porque el daño post-aprovechamiento no se mapea ni se mide. Existe la posibilidad de usar funciones de daños de otros lugares, ya que la cantidad creada de hábitat de borde se puede calcular a partir del número y el tamaño de los claros formados por la caída de árboles y la extensión de las pistas de arrastre creadas para la extracción de los árboles derribados.

Facilidad de recolección de datos adicionales: la misma que para Cobertura del Dosal Alto.

Se sugieren las siguientes acciones: las mismas que para Cobertura del Dosal Alto.

A5. Abundancia de Especies de Plantas Clave

En ciertas comunidades, algunas especies clave de plantas influyen en la diversidad de aves al proporcionar recursos que otras especies no brindan. En sitios donde esto se aplica, la abundancia de dichas especies clave puede usarse para predecir la diversidad de aves (y la de otros grupos de animales). El plan de manejo de Tarumá indica que *Ficus* sp., *Brosinum* sp. e *Hymenaea courbaril* son especies clave para la fauna. Se podrá disponer de información sobre las existencias y la dinámica de las especies mencionadas a partir del monitoreo de las parcelas de Tarumá. Los datos de inventario también incluyen las medidas y la dinámica de árboles muertos, los cuales son vitales para las poblaciones de fauna, particularmente para los animales que anidan en cavidades. Se podrá disponer, también, de información de otros sitios sobre otras especies clave de árboles.

Facilidad de recolección de datos adicionales: la información adicional sobre especies clave de plantas requiere el monitoreo del uso de hábitat de toda la comunidad de aves. Esta es una tarea que requiere de tiempo y el trabajo de especialistas, pudiendo incorporarse cuando esté disponible.

Se sugieren las siguientes acciones:

- simular la dinámica de especies clave, incluyendo árboles muertos en pie
- diálogo continuo con especialistas para mejorar constantemente los modelos mediante la incorporación de información específica, a medida que se disponga de ésta.

A6. Cantidad de Bosque sin Alterar

Las especies que dependen del bosque sin alterar están especializadas en los microclimas y recursos que se encuentran en el sotobosque. Ciertas especies del sotobosque son tan especializadas que no salen a los claros del bosque. La abundancia y diversidad de dichas especies estará directamente ligada a la cantidad de bosque que se mantenga sin alterar después del aprovechamiento. El índice de bosque sin alterar es, esencialmente, lo mismo que la Cobertura del Dosal Alto mencionada anteriormente y se aplican a éstos los mismos comentarios. Actualmente no se dispone de datos sobre CDA de Tarumá, pues la cantidad y distribución del daño efectuado durante el aprovechamiento se mapea, pero no se mide.

Se dispone de funciones de daños de otros sitios, las que relacionan el área de daño al dosel del bosque con la intensidad de aprovechamiento. Si las características del bosque y la variedad de regímenes de manejo son similares (intensidad de aprovechamiento, altura de los árboles, estructura de tamaño del bosque y tecnología de aprovechamiento), se podrán usar funciones de daños de otros sitios, para modelar los impactos del manejo sobre la CDA.

Facilidad de recolección de datos adicionales: la misma que para Cobertura del Dosal Alto.

Se sugieren las siguientes acciones: las mismas que para Cobertura del Dosal Alto.

Cuadro VI-1 Resumen del Potencial para el Modelado de los Impactos del Aprovechamiento sobre la Diversidad de Aves en la Concesión de Tarumá.

Atributo	Tipo de especies)Presente en Tarumá?)Disponible de otras fuentes?)Fácil de recolectar?	Acciones sugeridas
<i>Diversidad de altura del follaje</i>	Todas	No: falta vegetación no leñosa, altura de las clases más pequeñas	No: probablemente específica al sitio	Si: ampliar el alcance de las parcelas de regeneración para incluir todas las plantas	1. Comenzar a recolectar datos 2. Calcular para la información disponible 3. Revisar para determinar si la diversidad de las capas superiores puede predecir la de las inferiores.
<i>Densidad de tallos del sotobosque</i>	Aves que buscan su alimento en el piso del bosque	No: falta vegetación no leñosa y vegetación < 1.3 m de altura	No: específica al sitio	Si: ampliar el alcance de las parcelas de regeneración para incluir todas las plantas	1. Comenzar a recolectar datos 2. Usar los datos existentes sobre regeneración 3. Comprobar si existe correlación entre regeneración y toda la vegetación
<i>Cobertura del dosel alto</i>	Rapaces	No: faltan datos sobre daños causados por aprovechamiento	Si: se dispone de funciones de daños de otros bosques	Si: mapear el daño posterior al aprovechamiento	1. Elaborar funciones propias de daños 2. Entretanto, usar las disponibles de Surinam, Australia y Chimanés
<i>Cantidad de hábitat de borde</i>	Especies atraídas por alteraciones o especialistas en claros	No: planificación de aprovechamiento no la calcula	Si: se dispone de funciones de daños de otros bosques	Si: mapear el daño posterior al aprovechamiento	1. Elaborar funciones propias de daños 2. Entretanto, usar las disponibles de Surinam, Australia y Chimanés
<i>Abundancia de especies clave</i>	Todas	Si: se conocen ciertas especies clave	No	Quizás se puedan determinar algunas especies claves en la bibliografía	1. Consultar a biólogos locales 2. Entretanto, usar datos generales de la bibliografía
<i>Pérdida de bosque primario</i>	Dependientes del bosque primario	No: planificación de aprovechamiento no la calcula	Si: se dispone de funciones de daños de otros bosques	Si: mapear el daño posterior al aprovechamiento	1. Elaborar funciones propias de daños 2. Entretanto, usar las disponibles de Surinam, Australia y Chimanés 3. Datos de cierre del dosel de BCI

B. Potencial para el Modelado de Impactos del Aprovechamiento Forestal sobre la Diversidad de Epífitas en la Concesión de Tarumá

La revisión bibliográfica y la disponibilidad de datos de Tarumá sugieren las siguientes posibilidades para la interpretación del impacto del aprovechamiento sobre la diversidad de epífitas (resumidas en el Cuadro 6.2.1):

B1. Tamaño del Soporte

Se ha demostrado que el tamaño (diámetro) de los árboles hospederos es un factor efectivo para pronosticar la carga de epífitas. Se dispone, directamente, de datos sobre diámetros en los inventarios de Tarumá.

B2. Textura de la Corteza

La corteza de la textura puede tener gran influencia en la aptitud de los árboles hospederos como substrato para epífitas. La corteza lisa y/o exfoliable constituye un substrato de menor calidad que la áspera y profundamente fisurada. En los datos de inventario de Tarumá no se dispone, directamente, de información sobre características de las cortezas. Se podrá disponer de información de otros sitios en cuanto a la aptitud de ciertas especies de árboles para mantener poblaciones diversas de epífitas. La Guía de Arboles de Bolivia puede brindar información general sobre características de las cortezas de los árboles.

Facilidad de recolección de datos adicionales: se pueden recolectar, rápidamente, datos sobre la forma en que las características de la corteza varían entre las especies y con el tamaño dentro de una especie, mediante la observación de los árboles de las parcelas para inventarios.

Se sugieren las siguientes acciones:

- a corto plazo: preparar lista aproximada de especies con mejores características de la corteza, basada en la Guía de Arboles de Bolivia
- a largo plazo: investigar las características de la corteza de los árboles de Tarumá

B3. Inclinación

El ángulo del tronco y las ramas pueden influir en la calidad de la ubicación para el crecimiento de epífitas. No se dispone, de forma directa, de estos datos en el inventario de Tarumá. Al igual que con la textura de la corteza, puede existir información sobre características morfológicas específicas a cada especie en estudios realizados sobre éstas en otros sitios o en la Guía de Arboles de Bolivia.

Facilidad de recolección de datos adicionales: se pueden recolectar, rápidamente, datos sobre la morfología de los árboles, mediante su observación en las parcelas para inventarios.

Se sugieren las siguientes acciones:

- C a corto plazo: preparar lista aproximada de especies con inclinaciones adecuadas, basada en la Guía de Arboles de Bolivia
- C a largo plazo: investigar la inclinación de los árboles de Tarumá

El tamaño del soporte, las características de la corteza y la inclinación pueden variar lo suficiente entre las especies como para que se desarrollen asociaciones específicas entre diversidad de epífitas y especies de árboles.

B4. Apertura del Dosal y Fragmentación

La fragmentación del bosque disminuye la humedad y aumenta la temperatura en el dosel, haciéndolo menos apto para las especies de epífitas características del bosque de dosel cerrado. No se dispone, directamente, de datos sobre la cantidad y distribución del bosque residual en Tarumá, aunque el mapeo, previo al aprovechamiento, de árboles y caminos posibilitará el cálculo de dichas estadísticas. Asimismo, será posible usar funciones generalizadas de daños, provenientes de otros bosques, hasta que se disponga de éstas para Tarumá. También sería útil saber cuánto penetran los efectos de borde (cambios en temperatura y humedad) en los fragmentos de bosque.

Facilidad de recolección de datos adicionales: la misma que para Cobertura del Dosal Alto.

Se sugieren las siguientes acciones: las mismas que para Cobertura del Dosal Alto.

B5. Proximidad de Fuentes de Semilla

Los estudios al respecto muestran que la distancia entre los sitios donde el bosque ha sido alterado y las fuentes de semillas (bosque intacto con flora completa) puede influenciar la diversidad local de epífitas. Esta información no se incluye en los inventarios de Tarumá, por lo que se requerirán dos cosas. Primero, en el bosque aprovechado, se deberá conocer la distribución y cantidad de bosque que escapa a la extracción y los daños, con el fin de determinar en qué grado se mantienen las especies de bosque sin alterar, dentro de las áreas aprovechadas. Segundo, se debe determinar la proximidad del bosque aprovechado a áreas protegidas. El primer tipo de información se puede aproximar, sobre la base de funciones generalizadas de daños y el segundo será específico para un grupo dado de áreas protegidas, lo que lo hace específico al sitio.

Facilidad de recolección de datos adicionales: tal como se señaló anteriormente, las funciones de daños se podrán generar fácilmente, sobre la base de los datos ya recolectados en Tarumá. Asimismo, el tamaño y la ubicación de las áreas protegidas se podrán obtener de un SIG de Tarumá, de modo que la distancia de los bosques aprovechados al área protegida más cercana se podrá calcular fácilmente.

Se sugieren las siguientes acciones:

- a corto plazo: utilizar funciones de daños publicadas para determinar la distancia desde el bosque aprovechado a los relictos no intervenidos
- a corto plazo: usar SIG para mapear la distancia del bosque aprovechado (y del bosque que se aprovechará) a las áreas protegidas
- a largo plazo: elaborar funciones de daños específicas para Tarumá y efectuar los mismos cálculos

Cuadro VI-2 Resumen del Potencial para el Modelado de los Impactos del Aprovechamiento sobre la Diversidad de Epífitas en la Concesión de Tarumá.

Atributo	Tipo de especies)Presente en Tarumá?)Disponible de otras fuentes?)Fácil de recolectar?	Acciones sugeridas
<i>Tamaño del suporte</i>	Todas	Si: datos de tamaños disponibles, directamente, de los inventarios, aunque se desconoce la relación directa	NA	NA	NA
<i>Textura de la corteza</i>	Todas	No: no se incluye en los inventarios	Quizás en la Guía de Arboles de Bolivia	Si: estudio de especies de árboles	1. Preparar lista aproximada a partir de la Guía de Arboles de Bolivia 2. Estudiar árboles de Tarumá
<i>Inclinación</i>	Todas	No: no se incluye en los inventarios	Quizás en la Guía de Arboles de Bolivia	Si: estudio de especies de árboles	1. Preparar lista aproximada a partir de la Guía de Arboles de Bolivia 2. Estudiar árboles de Tarumá
<i>Apertura del doblez</i>	Dependientes de bosque primario	No: faltan datos sobre daños del aprovechamiento	Si: se dispone de funciones de daños de otros bosques	Si: mapear daño posterior al aprovechamiento	1. Elaborar funciones propias de daños y rebrote 2. Entretanto, usar las de Panamá, Surinam, Chimanés, Australia, etc.
<i>Proximidad de fuentes de semillas</i>	Todas	No: falta distribución de tierra en relación a áreas protegidas; distribución de bosque sin alterar posteriormente al aprovechamiento	La disposición de áreas protegidas será específica al sitio. Se dispone de funciones de daños	Si: mapear daño posterior al aprovechamiento, mapear áreas protegidas	1. Usar SIG para mapear la distancia de los bosques aprovechados a los hábitats protegidos más cercanos 2. Usar funciones de daños publicadas para determinar la distribución de los bosques sin alterar

C. Potencial para el Modelado de Impactos del Aprovechamiento Forestal sobre la Diversidad de Lepidópteros en la Concesión de Tarumá

La revisión bibliográfica y la disponibilidad de datos de Tarumá sugieren las siguientes posibilidades para la interpretación del impacto del aprovechamiento sobre la diversidad de lepidópteros (resumidas en el Cuadro 6.3.1):

C1. Disminución del Bosque Primario

Al igual que en el caso de aves y epífitas, existe un grupo distintivo de especies de lepidópteros que dependen del microclima y los recursos que se hallan en el bosque sin alterar. Por esta razón, la mejor forma de modelar el impacto en estas especies sería observar la cantidad y distribución de fragmentos no alterados de bosque que se mantengan posteriormente al aprovechamiento. En este sentido, se aplican las mismas consideraciones con respecto a mayor recolección de datos en Tarumá y acciones sugeridas.

C2. Diversidad Florística y de Hábitat

Existe evidencia sólida de que la diversidad general de lepidópteros está directamente relacionada con el número de hábitats y la diversidad florística. Las alteraciones en el bosque, por lo menos en niveles moderados, crea una mayor heterogeneidad y, si el flujo de entrada de especies que prefieren las alteraciones excede la pérdida de especies que dependen del bosque sin alterar, la diversidad general de lepidópteros puede incrementarse. El aumento de especies que prefieren el bosque alterado es la otra cara de la moneda de la pérdida de especies del bosque no alterado y, como tal, será suficiente contar con la misma medida de intervención. Con respecto a la diversidad de plantas fanerógamas, no se dispone de estos datos en el inventario de Tarumá por dos razones. Primero, supuestamente las parcelas de regeneración se censan sólo una vez al año (o aún con menor frecuencia) por lo que no proporcionan información fenológica. Existe cierta posibilidad de que la Guía de Arboles de Bolivia proporcione información fenológica de utilidad. Segunda, las parcelas de regeneración no miden todas las plantas fanerógamas, sino que se concentran sólo en los árboles.

Facilidad de recolección de datos adicionales: se deberá incrementar el alcance de las parcelas de regeneración, de modo que éstas incluyan todos los tipos de plantas y no sólo árboles. Será necesario revisar dichas parcelas frecuentemente, para recolectar información fenológica; quizás cada 2 ó 3 semanas.

Se sugieren las siguientes acciones:

- C comenzar a recolectar datos fenológicos propios de todas las plantas
- C comprobar si la diversidad de árboles que florecen está correlacionada con la diversidad de plantas fanerógamas, una vez se disponga de datos.

Cuadro VI-3 Resumen del Potencial para el Modelado de los Impactos del Aprovechamiento sobre la Diversidad de Lepidópteros en la Concesión de Tarumá.

Atributo	Tipo de especies) Presente en Tarumá?) Disponible de otras fuentes?) Fácil de recolectar?	Acciones sugeridas
Pérdida de bosque primario	dependientes de bosque primario	No: faltan funciones sobre daños del aprovechamiento	Si: se dispone de funciones de daños provenientes de otros bosques	Si: mapear el daño después del aprovechamiento	<ol style="list-style-type: none"> 1. Elaborar funciones propias de daños y rebrote 2. Entretanto, usar las de BCI, Surinam, Chimanes, Australia, etc.
Diversidad florística y de hábitat	todas	No: falta vegetación no leñosa, altura de las clases más pequeñas	No: probablemente específica al sitio	Si: ampliar el alcance de las parcelas de regeneración de modo que incluyan a todas las plantas fanerógamas	<ol style="list-style-type: none"> 1. Comenzar a recolectar datos 2. Calcular sobre la base de la información disponible (usar Guía de Arboles de Bolivia) 3. Comprobar si la diversidad de los estratos superiores puede predecir la de los inferiores

SECCION VII

EVALUACION DE LA SUPERPOSICION ENTRE LOS DATOS DE TARUMA Y LOS DATOS NECESARIOS PARA MODELAR LOS IMPACTOS EN LA BIODIVERSIDAD

El presente informe muestra que existen variables de hábitat, tales como el tamaño de los árboles y el daño causado por el aprovechamiento, que pueden utilizarse para pronosticar los impactos sobre los distintos componentes de la biodiversidad del bosque y que algunas de dichas variables están disponibles, directamente, en los datos provenientes de Tarumá, con poca o ninguna modificación. Otras variables útiles para pronosticar el impacto del aprovechamiento en la biodiversidad, tales como la determinación de especies de árboles importantes para la mantención de la diversidad de otros grupos de especies, requerirán una mayor inversión de tiempo y trabajo para poder incluirse en la elaboración de un modelo para este fin.

En vista de la gran cantidad de variables de hábitat que se discuten en la presente revisión, sería conveniente priorizarlas y escoger entre éstas un número menor de éstas que sean útiles para la predicción de los impactos del manejo en los distintos grupos de especies. Las variables deberán seleccionarse, también, sobre la base de que éstas no requieran la recolección excesiva de datos para su incorporación en el modelado.

La primera variable más prometedora en cuanto a la predicción del impacto en la biodiversidad es la cantidad y distribución de los daños producidos durante el aprovechamiento. No será difícil elaborar funciones de daños propias para la concesión de Tarumá, pues los datos que determinan cuánto daño se produce durante el aprovechamiento (número, tamaño y especie de los árboles a ser derribados, y ubicación y cantidad de caminos y pistas de arrastre) ya han sido recolectados. Dichos datos requieren ser simplemente complementados con el mapeo, posterior al aprovechamiento, de los daños.

Las funciones de daños deberán ayudar a predecir el impacto de los distintos tipos de aprovechamiento en las aves (del sotobosque y rapaces), lepidópteros y epífitas propios de bosques de dosel cerrado. Estas también proporcionarán información sobre niveles generales de alteración, lo que permitirá cierta predicción de la conveniencia de los hábitats de bosque para las especies de borde las que prefieren las alteraciones. Hasta que dichas funciones sean calibradas para el caso de Tarumá, se podrán usar funciones generalizadas, provenientes de la bibliografía, para comparar el impacto de los distintos tipos de aprovechamiento.

El segundo tipo de información adicional que se podrá recolectar corresponde a una investigación amplia de la vegetación presente en las parcelas de regeneración de Tarumá. Estas están enfocadas, actualmente, en la medición de árboles, pero sería útil ampliar la variedad de datos recolectados, incluyendo todos los tipos de plantas, además de la altura y diámetro de árboles pequeños y no sólo los correspondientes a las categorías ya establecidas.

Con dicha ampliación, las parcelas brindarían información sobre importantes atributos como densidad de tallos del sotobosque (útil para la predicción de la conveniencia del hábitat para las aves), diversidad de altura del follaje (también útil para aves) y diversidad florística (útil para la predicción de la diversidad de comunidades de lepidópteros). Asimismo, la diversidad de

plantas del sotobosque es de utilidad en sí misma como un componente importante de la biodiversidad general del bosque. Hasta que dicha información sea recolectada, se deberá investigar la posibilidad de usar información disponible sobre árboles como un substituto de toda la diversidad vegetal.

El modelado de estas dos variables de hábitat no permitirá efectuar predicciones cuantitativas de los cambios en los grupos de especies de interés (ej. una intensidad de aprovechamiento de x árboles por hectárea causará una reducción del $y\%$ en la diversidad de aves), pero dará lugar a la comparación de varias alternativas de planes de manejo en cuanto a su capacidad de mantener los atributos del bosque que se conoce son importantes para la conservación de su diversidad. En este sentido, será posible llevar a cabo jerarquizaciones relativas u ordinales y comparaciones de regímenes de manejo mediante la simulación computarizada.

SECCION VIII

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Andrade, G.I. and Rubio-Torgler, H. 1994. Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology* 8:545-554.
- Bell, H. L. 1979. The effects on rainforest birds of plantings of teak, *Tectona grandis*, in Papua New Guinea. *Australian Wildlife Research* 6: 305-318.
- Benzing, D.H. 1990. Bark surfaces and the origin and maintenance of diversity among angiosperm epiphytes: a hypothesis. *Selbyana* 5: 248-255.
- Bierregaard, R.O. and Lovejoy, T. E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* 19: 215-241.
- Blau, W. S. 1980. The effect of environmental disturbance on a tropical butterfly population. *Ecology* 61: 1005-1012.
- Bohning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography* 24: 49-60.
- Bowman, D.M.J.S., Woinarski, J.C.Z., Sands, D.P.A., Wells, A. and McShane, V.J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *Journal of Biogeography* 17: 227-239.
- Canaday, C. 1997. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* 77: 63-77.
- Catling, P.M. and Lefkovitch, L.P. 1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* 21: 35-40.
- Daily, G. and Ehrlich, P.R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* 4: 35-55.
- DeVries, P.J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 98-108.
- Erdelen, M. 1984. Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia* 61: 277-284.
- Gentry, A.H. and Dodson, C. 1987a. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rainforest. *Biotropica* 19: 149-156.

- Gentry, A.H. and Dodson, C.H. 1987b. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 74: 205-233.
- Hamer, K.C., Hill, J.K., Lace, L.A., and Langans, A.M. 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography* 24: 67-75.
- Hietz-Seifert, U., Hietz, P. and Guevara, S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in Southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 75: 103-111.
- Hill, J.K., Hamer, K.C., Lace, L.A. and Banham, W.M.T. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* 32: 754-760.
- Holloway, J.D., Kirk-Spriggs, A.H., and Khen, C.V. 1992. The response of some rain forest insect groups to logging and conversion to plantation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B.* 335: 425-436.
- Johannson, D. 1974. IV. The occurrence of epiphytes. *Acta Phytogeographica Sueca* 59: 55-107.
- Johns, A. G. 1996. Bird population persistence in Sabahan logging concessions. *Biological Conservation* 75: 3-10.
- Johns, A.D. 1986. Effects of selective logging on the ecological organization of a peninsular Malaysian rainforest avifauna. *Forktail* 1: 65-79.
- Johns, A.D. 1989. Recovery of a Peninsular Malaysian rainforest avifauna following selective timber logging: the first twelve years. *Forktail* 4: 89-105.
- Johns, A.D. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* 7: 417-437.
- Jullien, M. and Thiollay, J. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography* 23: 7-25.
- Karr, J.R. and Freemark, K.E. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the "stable" tropics. *Ecology* 64: 1481-1494.
- Karr, J.R. and Roth, R.R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *American Naturalist* 105: 423-435.

Kernan, C. and Fowler, N. 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology* 83:65-73.

Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications* 2: 203-217.

Lambert, F.R. 1992. The consequences of selective logging for Bornean lowland forest birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.* 335: 443-457.

Lawton, J.H., Bignell, D.E., Bolton, B., Bloemers, G.F., Eggleton, P., Hammond, P.M., Hodda, M., Holt, R.D., Larsen, T.B., Mawdsley, N.A., Stork, N.E., Srivastava, D.S. and Watt, A.D. In press. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat. *Nature*.

Leck, C. F. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *Auk* 96: 343-352.

Leps, J. and Spitzer, K. 1990. Ecological determinants of butterfly communities (Lepidoptera, Papilionoidae) in the Tam Dao Mountains, Vietnam. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 87: 182-194.

Lesica, P. and Antibus, R. K. 1991. Canopy soils and epiphyte richness. *Research and Exploration* 7: 156-165.

Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understorey birds and plants. *Ecology* 69: 1076-1089.

Lovejoy, T.E., Bierregaard, R.O., Rylands, A.B., Malcolm, J.R., Quintela, C.E., Harper, L.H., Brown, K.S., Powell, G.V.N., Schubart, H.O.R. and Hays, M.B. 1986. Edge and other effects of isolation on Amazon forest fragments. In: Ed. by Soule, M. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer Associates, Sunderland MA.

Lowman, M.D. and Wittman, P.K. 1996. Forest canopies: methods, hypotheses, and future directions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 55-81.

MacArthur, R.H. and MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.

MacArthur, R.H., MacArthur, J.W. and Preer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96: 167-174.

Mason, D. 1996. Responses of Venezuelan understory birds to selective logging, enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica* 28: 296-309.

Nadkarni, N.M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* 34: 70-78.

- Nadkarni, N.M. and Matelson, T. 1988. Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. *Condor* 91: 891-907.
- Newmark, W.D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understory birds in Eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology* 5: 67-78.
- Pinheiro, C.E.G. and Ortiz, J.V.C. 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brazil. *Journal of Biogeography* 19: 505-511.
- Raguso, R.A. and Llorente-Bousquets, J. 1990. The butterflies of the Tuxtlas Mountains, Veracruz, Mexico, Revisited: Species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research of the Lepidoptera* 29: 105-133.
- Ralph, C.J. 1987. Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *Condor* 87: 471-483.
- Rice, J., Anderson, B.W., and Ohmart, R. D. 1994. Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organisation. *Journal of Wildlife Management* 48: 895-911.
- Rodriquez-Estrella, R., Leon de la Luz, L., Breceda, A., Castellanos A., Cancino, J. and Llinas, J. 1996. Status, density and habitat relationships of the endemic terrestrial birds of Socorro Island, Revillagigedo Islands, Mexico. *Biological Conservation* 76: 195-202.
- Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* 57: 773-78.
- Schemske, D. W. and Brokaw, N. 1981. Treefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62: 938-945.
- Spitzer, K., Jaros, J., Havelka, J. and Leps, J. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* 80: 9-15.
- Spitzer, K., Novotny, V., Tonner, M., and Leps, J. 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies in a montane tropical rain forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* 20: 109-121.
- Stouffer, P. C. and Bierregaard, R. O. 1995a. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9: 1085-1094.
- Stouffer, P. C. and Bierregaard, R. O. 1995b. Use of Amazonian forest fragments by understorey insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429-2445.

- Sugden, A. M. And Robins, R. J. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, 1. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* 11: 173-188.
- ter Steege, H. and Cornelissen, J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21: 331-339.
- Terborgh, J. and Weske, J. S. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* 50: 765-782.
- Thiollay, JM. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology* 6:47-63.
- Thomas, C.D. 1991. Habitat use and geographic ranges of butterflies from the wet lowlands of Costa Rica. *Biological Conservation* 55: 269-281.
- Todzia, C. 1986. Growth habits, host tree species, and density of hemiepiphytes on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 18: 22-27.
- Turner, I.M., Tan, H.T.W., Wee, Y.C., Ibrahim, A.B., Chew, P.T. and Corlett, R.T. 1994. A study of plant species extinction in Singapore: lessons for the conservation of tropical biodiversity. *Conservation Biology* 8: 705-712.
- Williams-Linera, G., Sosa, V. and Platas, T. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* 16: 36-40.
- Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia* 33: 1-25.
- Willson, M. F. , Porter, E.A. and Condit, R. S. 1982. Avian frugivore activity in relation to forest light gaps. *Caribbean Journal of Science* 18: 1-5.
- Willson, M. F. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conservation Biology* 8: 508-520.
- Willson, M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55: 1017-1029.
- Wong, M. 1986. Trophic organization of understorey birds in a Malaysian dipterocarp forest. *Auk* 103: 100-116.
- Wood, B. and Gillman, M.P. In press. The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. *Biodiversity and Conservation*.

Wunderle, J. M., Diaz, A. Velazquez, I. And Scharron, R. 1987. Forest openings and the distribution of understorey birds in a Puerto Rican rainforest. *Wilson Bulletin* 99: 22-37.

Zimmerman, J.K and Olmsted, I. C. 1992. Host tree utilization by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tinal) in Mexico. *Biotropica* 24: 402-407.

ANEXO 1
BASE DE DATOS DE AVES

Adler, G.H. 1994. Avifaunal diversity and endemism on tropical Indian Ocean islands. *Journal of Biogeography* 21: 85-95.

Scale		Geographic region/country	
Land use		Vegetation type	
Mechanistic Hypothesis		species diversity and endemism related to geographic variables	
Conclusion	species richness is positively related to total land area or number of large islands, and negatively related to isolation. Endemism is positively related to both elevation and isolation.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
Type of study	mensurative		

Andrade, G.I. and Rubio-Torgler, H. 1994. Sustainable use of the tropical rain forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. *Conservation Biology* 8: 545-554.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Colombia
Land use	Regeneration gradient following shifting cultivation	Vegetation type	terra firme
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Similarity indices <i>within</i> sites of same habitat showed no significant differences, therefore similar levels of local heterogeneity exist. Similarity indices <i>among</i> sites show that young secondary growth (<10yrs) has least similarity to other habitats, and that the strongest similarity of avifauna occurs between old secondary growth (13-17yrs) and undisturbed forest ($p<0.0017$). Small scale shifting agriculture mimics natural gap-phase dynamics of the forest, from the avifauna standpoint. Slash/burn agriculture acts as a high intensity, small magnitude disturbance..		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	bi-mo mistnets in 4 primary and 6 secondary areas over 1 yr	0
Type of study	mensurative		

Bell, H. L. 1979. The effects on rainforest birds of plantings of teak, *Tectona grandis*, in Papua New Guinea. *Australian Wildlife Research* **6**: 305-318.

Scale	Within habitat	Geographic region/country	PNG
Land use	20 yr old, 100ha plantation and 11 yr old, 48ha plantation	Vegetation type	teak plantation with contiguous primary forest
Mechanistic Hypothesis	simplification of vegetation structure is the major factor contributing to species loss		
Conclusion	Both teak plots have lower species richness, density (number of individuals/10ha) and biomass compared to primary forest, characterised by loss of insectivores, nectarivores and ground feeding species. With both numbers and biomass, the proportion of feeding classes in the 20yr old plantation more closely resemble primary forest than 11yr old plot.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	Jul75-Mar78. monthly transect count: follow 600m path, stopping at 50m for c.3min	0
Type of study	mensurative		

Vertical distribution of the avifauna

Distribution of individuals: highest proportion in main canopy stratum for both teak plots; understorey stratum for primary forest. These understorey species are those which are judged most vulnerable to disturbance and which decreased dramatically in teak plots. Distribution of biomass: highest proportion of all 3 plots found in main canopy. For teak plots, reflects distribution of individuals. High numbers of large frugivores in main canopy account for greater biomass at this level in primary forest, despite large numbers of small insectivores in understorey.

The preponderance of the birds in the canopy of the teak plots reflects the absence of a subcanopy, the sparse understorey and the very depauperate ground avifauna.

Terborgh and Weske (1969) looked at avifauna of forest converted to coffee and cacao plantations in Peru, found that isolation from primary vegetation and qualitative aspects of habitats caused much depauperation in their study. In this study, isolation is not a factor - **simplification of vegetation structure is the major factor contributing to species loss**. As teak plots age will gain bird species, but will fall short of that originally present.

The loss of insectivores may be due to large size of teak leaves - too big for birds that glean off foliage. Less complex vegetation may support less diverse insect fauna, impoverishment of litter fauna, exposure of ground to light, vulnerability to predation.

Bierregaard, R.O. and Lovejoy, T. E. 1989. Effects of forest fragmentation on Amazonian understory bird communities. *Acta Amazonica* **19**: 215-241.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Brazil
Land use	Isolated forest fragments (cleared for cattle ranching), of 1 and 10ha varying in time since isolation and distance to nearest continuous forest (80-200m)	Vegetation type	terra firme
Mechanistic Hypothesis			
Results/ Conclusion	Mean capture rate (number birds/net/hour over 7days) greater in isolated forests (1ha, $p<0.05$; 10ha, $p<0.01$). After 6mo, capture rates declined dramatically to pre-isolation rates. Following isolation, recapture rate decreased for 3mo and then returned to non-isolate levels. Different guilds responded differently to isolation.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	pre/post	transects of tethered mist nets once every 3/4 weeks. Opened 0600-1400. Oct 1979-Jan 1985.	0
Type of study	mensurative		

Increased capture rates reflect greater activity, probably due to increased foraging activity within a smaller area and increased numbers of newcomers from adjacent felled forest. Drop in recapture percentages shows that an influx of displaced birds from felled forest is occurring.

Observed secondary growth occurring two years after isolation, accompanied by increased capture rates and lowered recapture rates. This occurred when secondary growth had attained a sufficient height to have a shaded understorey (3-4m). Understorey bird species that had disappeared or decreased began re-entering. This emphasizes the importance of suitable habitat connecting a potential colonizing source and the forest reserve.

Guilds: fastest and most dramatic is disappearance of obligate army ant followers- this occurred *within two days of isolation*. Treefall and edge specialists increased, while understorey frugivores declined. Midstorey insectivores changed foraging behaviour - came lower down from, ie, expanded vertically to compensate for reduced habitat area horizontally.

See Stouffer & Bierregaard, 1995a, for response of hummingbirds in these fragments.
See Stouffer & Bierregaard, 1995b, for response of insectivores in these fragments.

Bowman, D.M.J.S., Woinarski, J.C.Z., Sands, D.P.A., Wells, A. and McShane, V.J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *Journal of Biogeography* **17:** 227-239.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Papua New Guinea
Land use	Succession: cultivated garden - secondary - primary forest (20 plots)	Vegetation type	
Mechanistic Hypothesis			
Results/ Conclusion	Detrended correspondence analysis of vegetation carried out. Multiple regression of avifaunal composition explained by first axis of floristic ordination ($r^2=0.70$). Number species, species diversity and total abundance all higher in secondary and primary forest than early successional plots. Butterflies: first axis of vegetational DCA ($r^2=0.78$) explains butterfly data variation.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	One observer, 15 mins walked an area of 0.2ha. for 4mo Butterflies: 1mo, 2hrs each plot within 10m of 80m transect line	Birds: censused each plot 10 times.
Type of study	mensurative		

The correlative approach to the study and complex inter-relationship of environmental variables hampers identification of causal processes which underpin faunal responses. Difficult to isolate role of structure, floristics and food resources.

note: field work restricted to 3mo - ignores temporal variation

Canaday, C. 1997. Loss of insectivorous birds along a gradient of human impact in Amazonia. *Biological Conservation* **77**: 63-77.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Ecuador
Land use	Coffee plantation, primary forest (edge, intermediate, interior)	Vegetation type	terra firme, humid tropical
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Reduced number of insectivores in areas of greater human impact (Kruskal-Wallis, $T=8.87$, $p=0.03$). No differences in richness of omnivores or frugivores. Capture rates of insectivores increased with distance from roads and clearings. Interior forest insectivore species were more likely to be absent from impacted forests ($p=0.4^5$).		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
		3da surveys using 10m mist nets dawn to 1400h	12
Type of study	mensurative		

There is much support for this observation. Various studies have shown terrestrial insectivores (Willis, 1979; Johns, 1991; Thiollay, 1992) and ant-following insectivores (Bierregaard and Lovejoy, 1989; Thiollay, 1992) to be particularly sensitive to human impacts in neotropical forests.

Discussion looks at factors which may account for the results seen, include microclimate, predation, ecological specialisation, width of edge.

Erdelen, M. 1984. Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices. *Oecologia* **61**: 277-284.

Aim: assessment and comparison of objective and quantitative general indices for bird communities and for the vegetation structure of their habitats, as well as an investigation of their correlations.

Scale	Habitats (22 plots)	Geographic region/country	Germany
Land use		Vegetation type	grassland, afforestations (deciduous and coniferous) and old nearly-natural forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Vegetation structure diversity is related to bird species diversity: $BSD = 0.003 \times DT = 0.457$; $r = 0.645$, $p < 0.001$. (Floristic diversity is not.) Foliage height diversity correlation to BSD only held if forest sites were compared, not if structurally different plots (forest and low vegetation) were compared.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
		4-5 census survey per breeding season (2yr) per plot	0
Type of study	mensurative		

Erdelen's data supports MacArthur and his followers that vegetation structure (expressed by diversity indices) is in general more closely connected to bird species diversity than is floristic composition. But, the methods of a study can distinctly influence such results; the most important factor is *choice of study plots*. This study shows that the significance of many correlations depends on the inclusion or otherwise of three low vegetation plots differing in character from the rest.

***Comparing the results of different studies is “nearly impossible” as every author uses their own modifications of field methods and calculations, eg. FHD measured in variety of different ways. The application of simpler indices seems highly preferable (empirically, they show a close correlation with complex indices anyway). If a more intricate index is required, DT (vegetation structure diversity) is more useful than the traditional FHD - it has a closer connection with BSD and is less prone to variations caused by mere study plot choice.

Holmes, R. T. and Recher, H. F. 1986. Determinants of guild structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. *Condor* **88**: 427-439.

Scale	Within habitat		Geographic region/country	Australia
Land use	adjacent to forest reserve and grazed pastures (no evidence of logging)		Vegetation type	temperate forest-woodland ecotone (moist tall forest to dry open woodland)
Mechanistic Hypothesis	pre	vegetation structure coupled with food resource availability and abundance, provide particular combinations of foraging opportunities that in turn determine which species survive there		
Conclusion	Carried out PCA on 41 bird species and foraging data, axes I and II account for 23% and 18% of total variance. Axis I separates species by use of forest strata (ground to above-ground) and axis II separates species in how they exploit food resources, ie, foraging method (see categories below).			
Design	pre/post static	Scale of plots		Replications
		during morning hours, throughout Oct80-Jan81. An individual bird was followed until a maximum of 5 successive foraging attempts was recorded		0
Type of study	mensurative			

Categorised foraging methods as follows

- glean - stationary food item (insect, fruit, nectar) is picked from its substrate
- probe or prise
- hover- hovers, picks food item from substrate's surface
- snatch - plucks food from substrate as flies by
- pounce - flies from perch and grabs food item as it lands on the substrate
- hawk - sallies into air to catch flying prey

Johns, A.D. 1986. Effects of selective logging on the ecological organization of a peninsular Malaysian rainforest avifauna. *Forktail* 1: 65-79.

Scale	habitats (4)	Geographic region/country	Malaysia
Land use	Primary forest pre and post logging, 1-2 yr old, 3-4 yr old, 5-6 yr old logged forest	Vegetation type	dipterocarp
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Significant overall decrease in species richness (MW U test, $p<0.05$). Focus on species composition; similarity tests show that primary forest avifauna is significantly different to older logged areas. Pairwise comparisons of distributions of individuals between feeding guilds in all forest types give no conclusive results.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	pre/post	spot observations made for 2/3 wks/site/mo. Randomly walk 100x100m trail grid through an area ~1km ² . April 79-July 81.	0
Type of study	mensurative		

Discussion of food resources and microhabitat gradients.

Johns, A.D. 1989. Recovery of a Peninsular Malaysian rainforest avifauna following selective timber logging: the first twelve years. *Forktail* 4: 89-105.

Scale	habitats (2)	Geographic region/country	Malaysia
Land use	primary and selectively logged forest (12yrs)	Vegetation type	dipterocarp
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	<p>1). Comparing similarity (Horn's index of overlap) of logged forest to primary forest reveals large differences; similarity of same sites over time decreases (species composition becomes more divergent); forests logged at same time show no similarity.</p> <p>2). Certain species (terrestrial) have not reappeared in logged forest, where avifauna is dominated by frugivores/insectivores. Species abundance patterns differ between logged and primary forest.</p>		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	pre/post	12-14 days of observations per site, walking 3-4km survey trails per site (4 sites), 4mo (dry season) 1987	0
Type of study	mensurative		

Species tolerances

- An important factor affecting the recolonising capacity of species intolerant of the environmental conditions within recently logged forest is re-establishment of a closed lower canopy. Johns (1986) found food supply and microclimate are most important environmental changes accounting for absence of certain species from logged forest
- the terrestrial birds which have not been observed in logged forest are absent due to effects of microclimatic changes on the microfauna of the leaf-litter
- high proportion of species observed in unlogged have now been found in logged, but at lesser abundances - the formation of an interlocking canopy recreates cool and humid microclimate typical of understorey birds, so vegetational composition does not appear to be a major influencing factor for such species.
- has been shown by Karr and Freemark (1983) that physiological conditions (heat and water balance) may be more important than food abundance in determining ranging of understorey birds
- bark associated species decline (eg woodpeckers) are unlikely to ever regain former numbers as recropping reduces average age, size and number of senescent trees (preferred by boring insects on which woodpeckers feed)
- Rijksen (1978) reports that fig tree density is a primary determinant of abundance of frugivorous birds and mammals

Community changes

- most species do re-establish in logged forests, though abundance is lower; similarity index showed that logged forest sites more similar to each other than logged forest site v primary forest site.
- may take a long time to re-establish species abundance characteristics of unlogged forest, particularly true for cable logged areas. **Estimate takes 70 years**
- on long term sustained yield management: permanent change on first logging - original organization of the community may never be regained

Johns, A.D. 1991. Responses of Amazonian rain forest birds to habitat modification. *Journal of Tropical Ecology* 7: 417-437.

Scale	habitats	Geographic region/country	Brazil
Land use	unlogged forest, selectively logged forest, capoeira (regenerating scrub), cropfields and an isolated forest island	Vegetation type	terra firme
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	(Horn's Index of Overlap); thus persistence of birds in habitat mosaic proportional to extent of continuing disturbance. Understorey insectivores most susceptible to disturbance. Forest island lost many species due to microclimatic changes.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	12 mo study period; 20days/mo spent walking 36km of trails cut through forest types. Spot observations	0
Type of study	mensurative		

NB selectively logged forest (3-5 trees/ha, 14yrs ago, very damaging)

On indicators- of stable (late stage successional/undisturbed) avifauna: terrestrial insectivorous antbirds, Formicariidae

-of unstable (early successional) avifauna: grammivorous finches, ground doves, open-country insectivores

Guilds:

- nectarivores persist well in disturbed forest
- insectivore/frugivores are associated with early successional vegetation and are tolerant of a variety of microclimatic conditions
- frugivores vary - those which use variety of forest levels and **food resources** exploit disturbed forest successfully; insectivores prone to habitat disturbance. Even selective logging reduces foraging habitat of terrestrial insectivores
- (all observations agree with findings of Mason (1996) who studied disturbance in birds in Venezuela). raptors not seriously affected by logging, though numbers may be reduced by serious disturbance (Jullien and Thiollay, 1996, studied raptors in French Guiana and support this hypothesis)

Johns, A. G. 1996. Bird population persistence in Sabahan logging concessions. *Biological Conservation* 75: 3-10.

Scale	Habitat	Geographic region/country	Malaysia
Land use	Logging concession (heavily logged) and primary forest	Vegetation type	lowland dipterocarp forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Species richness highest in logged areas due to presence of more forest edge species. Intermediate in riverine habitats (disturbed vegetation).		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	Jun87-Nov88. Spot observations 5km transects were walked at each site. Supplemented this data with mist netting for 2 x 5 days.	10
Type of study	mensurative		

Forest management

Harvest rate: 118m³/ha

The Ulu Segama block is within the Sabah Foundation concession, total area of 972,804ha

Terrestrial insectivores, arboreal foliage-gleaning insectivores and terrestrial insectivore-frugivores decreased in numbers.

Arboreal foliage-gleaning insectivore-frugivores, necatrivore-frugivores and nectarivore-frugivore-insectivores increased.

Jullien, M. and Thiollay, J. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *Journal of Biogeography* 23: 7-25.

Scale	Habitats (13)	Geographic region/country	French Guiana
Land use	Natural succession (8 sites) and man-altered succession (5 sites)	Vegetation type	various
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	The most significant structural parameter affecting species distribution was tall canopy forest cover . Species richness ($y=17.25 + 2.55x$, $r^2 = 0.82$, $p<0.001$), diversity ($y = 12.66 + 5.44x$, $r^2 = 0.88$) and density all decreased with this mature forest cover index.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	4-10 4km ² (400ha) plots per habitat, surveyed (clear day) by walking/watching from vantage points	0
Type of study	mensurative		

Increased landscape heterogeneity resulted in an increased species richness, both in natural and man-made gradients. This may be an illustration of:

- species diversity is optimal at intermediate levels of disturbance
- edge effects have both beneficial and detrimental consequences on bird communities
- species richness tends to increase during the early stages of forest fragmentation but it declines thereafter with decreasing patch size and increasing isolation of forest patches

Karr, J.R. and Freemark, K.E. 1983. Habitat selection and environmental gradients: dynamics in the “stable” tropics. *Ecology* **64**: 1481-1494.

Scale	Habitats (4)	Geographic region/country	Panama
Land use	Vegetation structure and moisture gradients of ridge, limbo, road and valley	Vegetation type	humid forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Birds track microclimatic optima for physiological reasons.		
	Design	pre/post static	Replications
	static	4 2ha plots. Sampled each plot for 2week periods in dry and wet season for 4yr	0
Type of study	mensurative		

- Bird activity significantly different between wet and dry periods; activity periods higher at wet end of the gradient during dry periods.
- Activity along the vegetation gradient was significantly concentrated at intermediate shrub densities for all data.
- Overall, 27 of the 30 resident species exhibited significant (spatial or temporal) variation in activity along one or both gradients. This is believed to reflect true habitat preferences.

The study area is spatially heterogenous in vegetation structure due to microsite differences, logging impacts, treefall dynamics and other factors. In addition, forest undergrowth is spatially variable in microclimate due to microtopographic, proximity of streams, and vegetation structure. Plus there is temporal variability.

The study did not collect food availability data.

Karr, J.R. and Roth, R.R. 1971. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas. *The American Naturalist* 105: 423-435.

Scale		Geographic region/country	Panama, Illinois, Texas and Bahamas
Land use		Vegetation type	
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Bird species diversity is linearly related to foliage height diversity and sigmoidally related to the percent vegetation cover. (No equations)		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static		
Type of study	mensurative		

Percent vegetation cover: the relationship indicates that addition of vegetation to the grass layer adds only slightly to avian diversity. A peak rate of increase occurs when both shrub and tree layers are added.

Kattan, G.H. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. *Conservation Biology* 8: 138-146.

Scale	Habitat		Geographic region/country	Colombia
Land use	isolated forest fragments in matrix of small farms and suburban houses		Vegetation type	cloud forest
Mechanistic Hypothesis				
Results/ Conclusion	Since 1911, >31% of avifauna has gone extinct. Extinct species have larger body size than those still present (Mann-Whitney U, p<0.0005). Most vulnerable guilds: understorey insectivores and large canopy frugivores (>25cm in total length). Being at limits of altitudinal range is strongest correlation of extinction (G=12.51, p<0.01).			
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications	
	pre/post	Oct89-Feb91. 12 nets placed in different microhabitats for 2days	7	
Type of study	mensurative			

In contrast to large frugivores, small canopy frugivores tend to be habitat generalists and depend on small, carbohydrate-rich fruits abundant in gaps and edges (Levey 1988).

Lambert, F.R. 1992. The consequences of selective logging for Bornean lowland forest birds.
Philosophical Transactions of the Royal Society London B. 335: 443-457.

Scale	Habitats (2)	Geographic region/country	Borneo, Malaysia
Land use	Primary forest, selectively logged forest (8 yrs)	Vegetation type	lowland dipterocarp
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Most primary forest bird species are present 8 years after logging, but trophic structure is altered; nectarivorous and opportunistic frugivores increase significantly.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	33ha primary forest plot, 30ha logged plot. Twice monthly for ~1yr, 3 x 1600m transects walked	0
Type of study	mensurative		

Timber extraction was 90m³/ha, damage levels adopted from Johns (1988) between 62% and 80% of trees >30cm girth lost during logging. nb- site of study at extreme end of damage spectrum hence results may represent worst case scenario

Measured:

- species richness - 195 species in unlogged and 177 in logged
- foraging height - 3/16 species foraged significantly higher in unlogged v logged forest
- TROPHIC structure- understorey in logged plot significantly thicker than primary forest plot; feeding guilds significantly different ($p<0.001$) between 2 plots - with nectarivore-insectivores and arboreal foliage-gleaning insectivore-frugivore contributing to this difference and all of which were more abundant in logged forest. Significant increase ($p<0.001$) in nectarivore-insectivore-frugivores abundance in logged forest.
- changes in abundance of species and taxa- most resident species of certain groups (eg trogons, woodpeckers) decreased or absent in logged forest

Discussion:

- Most profound change is that of an increase of nectarivores following logging, these species exploit the flowers of plants that colonised disturbed land.
- Most forest bird species use logged forest - persistence is attributable to mosaic of habitats contrast to Wong's (1986) study where 23-25yrs after logging, no significant difference found in species richness or abundance = population densities of species vary as logged forest regenerates.

Leck, C. F. 1979. Avian extinctions in an isolated tropical wet-forest preserve, Ecuador. *Auk* **96**: 343-352.

Scale	Habitat	Geographic region/country	Rio Palenque, Ecuador
Land use	87ha forest reserve (isolated - nearest continuous forest >50km)	Vegetation type	wet rain forest
Mechanistic Hypothesis			
Results/ Conclusion	Used previous data lists to compare species abundances and composition over 1973-1978. Found that 26% of species lost and 9% of species with only a few representative species.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	pre/post	2mo of field work 1978.	
Type of study	mensurative		

Attributes of species that had gone locally extinct include large body size, rarity and declining populations throughout their range.

Those species which remained common during this time were those with widespread geographic ranges, broad diets and were characteristically common in other habitats.

Levey, D.J. 1988. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understorey birds and plants. *Ecology* **69**: 1076-1089.

Scale	Within habitat	Geographic region/country	Costa Rica
Land use	forest reserve	Vegetation type	virgin tropical wet premontane forest
Mechanistic Hypothesis			
Results/Conclusion	More individuals in gaps than forest ($\chi^2=79.3$; $p<0.001$). 40% of bird species were found more often in gaps than forest (5% of species) ($\chi^2=139$; $p<0.001$). Frugivore abundance correlates to number fruiting plants ($r=0.61$; $p<0.05$) across all sites, but not within gap sites or forest sites ($p=0.11$ and $p=0.09$, respectively)		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	mist nets in gaps (13) and intact forest sites (13). 4d/mo for 1yr.	0
Type of study	mensurative		

Large gaps had higher densities of fruiting plants and fruit-eating birds than small gaps. Plants in gaps tend to produce more fruit over a longer period of time than conspecifics fruiting under a closed canopy.

Birds are distributed nonrandomly across forest understorey. Mechanisms postulated to explain this include microclimate (Karr and Freemark, 1983) and resources. This study supports the resource concentration hypothesis. The two guilds that were especially abundant in gaps, frugivores and nectarivores, were associated with correspondingly high concentrations of fruiting plants and hummingbird-pollinated plants.

Results contrast Schmeske and Brokaw (1981) who found no difference in numbers of gap species v interior species. Willson's (1982) Panamanian data corroborate Schmeske and Brokaw (1981). Wunderle *et al.* (1987) concluded that canopy species utilise gaps and there are no gap specialists, but Puerto Rican forest gaps are rare.

Section on bird-plant species interactions in gaps (frugivory); also looked at plant species in gaps v intact forests.

Mason, D. 1996. Responses of Venezuelan understorey birds to selective logging, enrichment strips, and vine cutting. *Biotropica* 28: 296-309.

Scale	habitats (2)	Geographic region/country	Venezuela
Land use	Primary forest; selectively logged forest - 2 treatments (enrichment planting and vine cutting)	Vegetation type	humid evergreen tropical forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	<p>Magnitude of disturbance corresponds to changes in bird assemblages</p> <p>1). bird assemblages in selectively logged forests were significantly different (Multi-response permutations procedure, $p<0.05$) from those in primary forest</p> <p>2). differences increased when strips created (MRPP, $p<0.005$). Vine cutting had no effect</p> <p>3). Understorey stem density (measure of forest disturbance) had the highest correlation (negative) with changes in bird assemblages ($p<0.01$)</p> <p>4). Diversity (Shannon index) highest in selectively logged plots with vines cut*>primary forest>logged>recently logged>logged with strips.</p>		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static and pre/post	200x200m plots of a single forest type (primary, logged, etc). 18-21 mist nets per plot	1 - each plot sampled twice over 2 days, one year apart
Type of study	mensurative		

*an explanation may be that these forest were naturally very diverse and the impacts of management were minimal. The very light intervention may create suitable habitat for disturbance loving species, while having little affect on those present.

Forest management:

Harvesting intensity 5.8-14.2m³/ha in 1988-93, lower than those reported for Asia (Johns 1985) for example, due to lower densities of commercially valuable trees.

Enrichment strip 3 x 1000m strips, 50 m apart. Trees planted every 2.5m.

Vine cutting at ground level.

Guilds

nectarivores: benefited from opening of canopy

frugivores: mixed response. Frugivores are generalists, more resilient than insectivores, foraging on a resource which is patchy and widely distributed - better able to exploit forest mosaics (Johns 1987; Lambert 1992).

insectivores: most understorey birds are insectivores, most of these declined following logging.

Antbirds (family of understorey birds and insectivores) more abundant in primary significant difference between primary and logged with strips forest.

Wong (1985), Lambert (1992), Johns (1991), Thiollay (1992) and this study all agree: bird communities are strongly affected by logging; most species persist in logged forest, although often in reduced numbers.

MacArthur, R.H. and MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.

Scale	Ecosystems	Geographic region/country	USA
Land use	various	Vegetation type	deciduous, temperate
Mechanistic Hypothesis	post hoc	diversity of breeding bird species depends on a “foliage profile” (foliage density plotted against height) and not on plant species composition	
Conclusion	Positive correlation between bird species diversity and foliage height diversity ($BSD = 2.01 \text{ FHD} + 0.46$) so bird diversity can be predicted from the mean FHD in a habitat. Therefore habitats of the same profile will have the same bird diversity regardless of plant species richness.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
		3ha	0
Type of study	mensurative		

MacArthur, R.H., MacArthur, J.W. and Preer, J. 1962. On bird species diversity: II Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96: 167-174.

Scale	ecosystems	Geographic region/country	USA
Land use	various	Vegetation type	temperate, deciduous
Mechanistic Hypothesis	prediction	Each species requires a “patch” of vegetation with a particular profile, and variety of patches within a habitat determines the variety of bird species breeding there. (conclusion of previous paper)	
Conclusion	Abundance of bird species can be determined by variety of patches in the habitat.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static		
Type of study	mensurative		

The main reason one habitat supports more birds than another is that the first has a greater internal variation in vegetation profile (that is, a greater variety of different kinds of patches).

With a few exceptions, the variety of plant species has no direct effect on the diversity of bird species.

Navarro, A.G. 1992. Altitudinal distribution of birds in the Sierra Madre Del Sur, Guerrero, Mexico. *Condor* 94: 29-39.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Mexico
Land use	altitudinal transect - tropical coastal plain to high altitude coniferous forests	Vegetation type	fir forest, pine-oak forest, cloud forest, semideciduous tropical forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Species richness is highest at low elevations and declines with increasing altitude ($r^2=0.65$; $p<0.005$); the most important factor in structuring the avifauna is zonation of habitats.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	11 stations, 200m apart, each sampled for 4-16 days spanning 10mo over the year	0
Type of study	mensurative		

Environmental factors that change gradually along the transect probably also have an effect, importance of this set of factors is difficult to distinguish due to intercorrelation within habitat types.

Newmark, W.D. 1991. Tropical forest fragmentation and the local extinction of understorey birds in Eastern Usambara Mountains, Tanzania. *Conservation Biology* 5: 67-78.

Looks at bird communities in 9 isolated forest fragments and compares to species on an adjacent control site.

Scale	Within habitat	Geographic region/country	Tanzania	
Land use	natural forest (9 fragments and one control site contiguous with forest reserve); fragments surrounded by agricultural land, tea or roads	Vegetation type	moist forests	
Mechanistic Hypothesis				
Conclusion	significantly lower species richness in forest fragments than larger control site. Positive correlation ($r^2=0.93$, $p<0.001$) between species richness and fragment size, negative correlation (multiple regression, $r=0.83$; $p<0.004$) between species richness and log area and distance to control ("mainland")			
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications	
	static	10 sites, surveyed with mist nets for 2mo (no. nets per site related to area of site)	fragments: 2 yrs later control: 2, 3yrs later	
Type of study	mensurative			

- Found that rare species are more adversely affected by fragmentation.
- Rank order of median distance at which species encountered from forest edge is negatively correlated ($r=-0.42$; $p<0.025$) to its frequency of occurrence, therefore, **forest interior species are more prone to local extinction**

Therefore, conservation strategy - it is only within the largest remaining blocks of primary forest that most vulnerable species can be preserved - need large patches (as opposed to many small) connected with corridors to conserve species. His estimate is that corridors need to be 600m wide to ensure uninhibited movement of understorey forest interior species.

Poulin, B., Lefebvre, G., McNeil, R. 1993. Variations in bird abundance in tropical arid and semi-arid habitats. *Ibis* **135**: 432-441.

Canonical correspondence analysis of bird abundance and breeding activity, rainfall seasonality and food abundance.

Scale	Habitats (3)	Geographic region/country	Venezuela
Land use	thorn scrub, thorn woodland, deciduous forest	Vegetation type	
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	CCA explained 75% (Monte Carlo test $p<0.0001$) of variance in data set. The influence of each parameter (breeding activity, rainfall seasonality and food abundance) varied according to feeding guild, spatial behaviour of species and habitats (see below for details). No significant positive relationship between guild abundance and its primary food resource. Food resources had a moderate effect on bird abundance.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static		
Type of study	mensurative		

- similarity stronger between guilds exhibiting same spatial behaviour (transients or site-specific) than between sites
- environmental variables had stronger effect on transients

Ralph, C.J. 1987. Habitat association patterns of forest and steppe birds of northern Patagonia, Argentina. *Condor* 87: 471-483.

Scale	Ecosystem	Geographic region/country	east Andes, Argentina
Land use	grassland, shrub, beech forest	Vegetation type	60km moisture gradient, grassland to forests
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	BSD best explained by average canopy height and foliage height diversity (FHD) (multiple regression, $r^2=0.62$, $p<0.05$). If grassland sites are excluded from the analysis, there is an inverse correlation between bird abundance and diversity and foliage measures (FHD, average canopy height and average leaf surface area).		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
Type of study	mensurative		

Ralph's major finding is the negative correlation of vegetation abundance and bird abundance. This contradicts the findings of MacArthur and MacArthur (1961) and many others who found that the more complex the structure or composition of the vegetation, the more likely it is that the habitat will contain more bird species or more abundances of species. Explanation lies in specific habitat relationships of each bird species to each plant species. **The principle correlates and predictors of abundance of individual bird species are abundances of certain plant taxa.**

The highest bird species diversity occurred in habitats that were intermediate in vegetation measures such as total foliage area and foliage height diversity (agrees with Jullien and Thiollay, 1996, looked at raptors). This can be attributed to their intermediate position in the moisture gradient

Rice, J., Anderson, B.W., and Ohmart, R. D. 1984. Comparison of the importance of different habitat attributes to avian community organisation. *Journal of Wildlife Management* **48**: 895-911.

Looked at avian community in riparian vegetation by Colorado river. Argues that too much emphasis has been placed on the structural heterogeneity of vegetation and too little consideration of tree species composition.

“ ...it is undoubtedly true that species occurrences could be predicted from foliage characteristics of the habitats. We found they could be predicted better, however, if tree species composition were considered.”

Rodriquez-Estrella, R., Leon de la Luz, L., Breceda, A., Castellanos A., Cancino, J. and Llinas, J. 1996. Status, density and habitat relationships of the endemic terrestrial birds of Socorro Island, Revillagigedo Islands, Mexico. *Biological Conservation* **76**: 195-202.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Socorro Island, Mexico
Land use	mainly natural	Vegetation type	undisturbed and disturbed forest (430m-700m altitude) ecologically similar
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Higher plant diversity and species richness, as well as higher number of vertical strata, were observed at undisturbed plots. Plant species richness, plant density and number of vegetative strata are positively related to bird density.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	3 min/observation site; 10 sites spaced 120m apart on a transect; 6 transects over 12days	0
Type of study	mensurative		

No significant difference in bird density among study sites.

Vegetation more complex and diverse in undisturbed and slightly disturbed areas than in medium and heavily disturbed areas. Comparing undisturbed and very disturbed areas shows certain species more abundant in undisturbed areas.

Roth, R.R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. *Ecology* **57**: 773-78.

Scale	Ecosystem	Geographic region/country	USA
Land use		Vegetation type	deciduous, temperate
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	heterogeneity index (D) correlates to bird species diversity; for shrubs $r^2=0.9$, $p<0.01$, for trees and shrubs $r^2=0.8$, $p<0.01$. Patchiness has a proximate effect on avian diversity		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static		
Type of study	mensurative		

Devised a measure of habitat patchiness which correlates to bird species diversity.

Closed forest are less patchy and support lower bird species diversity than forests with broken canopies.

Schemske, D. W. and Brokaw, N. 1981. Treefalls and the distribution of understorey birds in a tropical forest. *Ecology* **62**: 938-945.

Scale	habitats	Geographic region/country	Panama
Land use	treefall gaps (130km ²) and intact forest	Vegetation type	altitudinal transect from tropical coastal plains to high-altitude coniferous forests
Mechanistic Hypothesis	post hoc	treefall gaps contribute to the structural heterogeneity of the forest and influence the composition and richness of the bird community	
Conclusion	Species richness greater in gaps ($p<0.02$) than forest, but capture rates nearly identical. Gap and forest bird assemblages are distinct; identifiable “gap specialists”.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	3ha area of forest- over a 9mo period, mist nets run monthly. 16 nets, 8 per forest type.	0
Type of study	mensurative		

Gap and forest habitats differ in terms of plant species composition, detrital content and vegetation structure.

Schemske and Brokaw attribute higher number of species in gaps to more heterogenous “edge” habitat of the gap which provides

1. Diversity of foraging opportunities
2. Greater foliage density
3. Higher productivity

Feeding habits

All gap species were insectivorous, bar few exceptions. No primarily frugivorous species showed a preference for gaps.

These findings contrast to Wunderle's (1987) study of treefall gap bird diversity in Puerto Rico. Found distinct gap v forest assemblages (as Schemske and Brokaw, 1981), but found higher captures in gaps (contrast to Schemske and Brokaw, 1981) and similar species richness in gaps and forests (contrast to Schemske and Brokaw, 1981). Despite existence of distinct gap assemblages, Wunderle attributes this to canopy dwellers following forest into gaps, and understorey species wandering in and out of gaps. He believes that gaps are too small and too infrequently produced to allow “gap specialists” to exist.

Stouffer, P. C. and Bierregaard, R. O. 1995a. Effects of forest fragmentation on understorey hummingbirds in Amazonian Brazil. *Conservation Biology* 9: 1085-1094.

Scale	Habitat	Geographic region/country	Brazil
Land use	9 fragments (of 1ha and 10ha) in cattle ranches (nearest continuous forest 70-650m)	Vegetation type	terra firme
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Hummingbird abundance greater post isolation ($G=5.66$, $p<0.025$), due mostly to increased abundance occurring 1-3yrs after isolation. In contrast, insectivore abundance decreased by 60% and frugivore by 40%. Not significant to fragment size or type of secondary growth. Understorey hummingbirds can persist in a matrix of fragments, secondary growth and large forest patches.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	pre/post	1ha fragment - lines of 8mist nets; 10ha - 16mist nets put out 0600-1400h. Once every 2mo from before isolation to 2yrs post isolation; every six weeks thereafter.	0
Type of study	mensurative		

Species composition and abundance of hummingbirds changed little. Bierregaard & Lovejoy (1989) provide results for understorey birds. Hummingbird abundance remained constant one year after isolation, while insectivores showed a dramatic decline. Hummingbirds did not respond to fragment size and secondary growth. Again, this is in contrast to insectivores (B&L), which showed strong fragment-sized effects and increased their movement through secondary growth, especially *Cecropia*-dominated growth.

Understorey hummingbirds respond to heterogeneity created by fragmentation by crossing open areas to use resources in fragments and in nearby continuous forest. Unwillingness of most understorey insectivores to cross open areas may be an especially important difference from hummingbirds that excludes insectivores from small, isolated patches. Data from Thiollay (1992) in French Guiana and Johns (1985) in Ecuador also suggest that hummingbirds are relatively unaffected by disturbance.

See Stouffer & Bierregaard, 1995b, for response of insectivores in these fragments.

Stouffer, P. C. and Bierregaard, R. O. 1995b. Use of Amazonian forest fragments by understorey insectivorous birds. *Ecology* **76**: 2429-2445.

Scale	Habitat	Geographic country	Brazil
Land use	9 fragments (of 1ha and 10ha) in cattle ranches (nearest continuous forest 70-650m)	Vegetation type	terra firme
Results/ Conclusion	1.) Decline in abundance (capture rate) and richness post-isolation. 2.) For all insectivores, capture rate decreased 1-3yrs after isolation (Wilcoxon signed rank, $p<0.003$). Ant following species and mixed flock species decreased 1-3yrs after isolation (Wilcoxon signed rank, $p<0.003$). Solitary terrestrial species decreased 1-3yrs after isolation (Wilcoxon signed rank, $p<0.004$). Terrestrials never returned, while other groups returned 5-9yrs after isolation. 3.) DCA showed pre-isolation samples relatively similar among all fragments, but later samples diverge, especially in 1ha fragments.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	pre/post	1ha fragment - lines of 8mist nets; 10ha - 16mist nets put out 0600-1400h. Once every 2mo from before isolation to 2yrs post isolation; every six weeks thereafter.	0
Type of study	mensurative		

Selected most commonly netted birds to do analysis on - divided into 3 categories: ant followers, flock species, solitary species.

Effects of Isolation - year 0

1-3yrs - ant followers disappeared. Reluctant to cross open areas, fragments too small to contain enough active ant swarms to support them (they track several swarms)
 - overall capture rate of mixed flock species declined, although response was variable - some persisted others did not. Flocks disintegrated after isolation, first in 1ha fragments then approx. 2yrs, in 10ha fragments. Too small for flocks - use group territories of >10ha.
 - solitary arboreal species exhibited 2 responses: capture rate of most species declined after isolation ($p<0.003$); 2 species typically found around gaps increased over time in 1ha fragments but remained constant in 10ha fragments.
 - solitary terrestrial species decreased (as per Canaday (1991) and Thiollay (1992). May be due to fact that fragments too small to meet energy needs, or **structure or microclimate** of ground level may have been altered sufficiently to reduce the availability of prey or ability of species to procure it.

Recolonization

5yrs - ant followers (all 3 species) recolonized. Development of *Cecropia* second growth facilitated use of fragments. All commonly netted flock species returned to 10ha fragments surrounded by *Cecropia*. Solitary species showed little sign of recolonizing fragments. The terrestrial species most vulnerable to fragmentation - presumably eventually will return when secondary growth sufficient to allow cover -not happened yet in 9yr old secondary growth.

The pronounced decline in capture rates of common forest insectivores after isolation was not matched by an increase in capture rates of previously uncommon species.

Nb. Used DCA (uses similarity in associations of species to orders sites). Axis 1 (eigenvalue = 0.485) separates sites by presence of forest species or edge and secondary growth species.

Terborgh, J. and Weske, J. S. 1969. Colonization of secondary habitats by Peruvian birds. *Ecology* **50**: 765-782.

Scale	Habitats		Geographic country	Peru
Land use	forest and matorral (primary) and cacao and coffee plantation		Vegetation type	primary and secondary vegetation
Mechanistic Hypothesis	post hoc	isolation from primary vegetation and qualitative aspects of habitats (vine tangles, hanging dead leaves) are more important than vegetation structure (foliage height diversity) when explaining depauperation of secondary habitats		
Results/Conclusion	Diversity did not vary between the habitats. Species richness in secondary habitats much lower than in primary habitats of similar foliage height profiles.			
Design	pre/post static	Scale of plots		Replications
	static			
Type of study		mensurative		

Bell (1979) looked at avifauna in teak plantations and concluded that vegetation simplification is the main cause of depauperation.

Thiollay, JM. 1992. Influence of selective logging on bird species diversity in a Guianan rain forest. *Conservation Biology* 6:47-63.

Scale	habitats (2)		Geographic region/country	French Guiana
Land use	Primary and selectively logged 1-2yr and 8-12 yr old forest (130km away)		Vegetation type	lowland humid forest
Mechanistic Hypothesis	prediction	selective logging in primary rain forest would create more gaps, disturbance, and habitat heterogeneity and might therefore increase bird species diversity		
Conclusion	1). 27-33% decrease of species richness, frequency and abundance after logging 2). Bird diversity (H) decreased in logged areas (Mann Whitney U test, $p<0.05$) 3). large game birds, leaf litters, mixed flocks, sallying insectivores (understorey species) and canopy frugivores declined; small frugivores and species associated with edges/clearings increased 4). microhabitat selection main correlate of sensitivity to disturbance (Spearman rank correlation coefficient, $p<0.01$)			
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications	
	static	20 minutes of observation per 50x50m plots, spaced 50m apart along random transect lines	0	
Type of study	mensurative			

NB. harvesting intensity removed 3trees/ha, damage to forest undergrowth was 38%.

Changes in community structure

Canopy 23% of primary forest species associated with gaps, edges of secondary growth. Of these 23% increased significantly after logging and 41% declined.

Understorey Terrestrial insectivores and seed or fallen fruit eaters, inhabiting the dark, humid, but not dense undergrowth of the high forest, were especially vulnerable (ant followers>mixed flocks>solitary insectivores). Forest understorey species are often reluctant to cross open spaces or dense second growth that separates undisturbed forest patches. The decrease in mixed flocks, understorey insectivorous birds - particularly antbirds (Formicariidae) and foliage gleaners, suggest that these species may have special foraging strategies and narrow adaptations to the dim light and stable microclimatic conditions of the forest interior. Physiological considerations might be as important as food availability or vegetation structure in determining habitat selection in understorey species susceptible to microclimatic changes (Karr and Freemark, 1983; Johns, 1986).

Artificial gaps created by logging are not necessarily acceptable to any species occurring in natural gaps. Logging disturbance creates gaps on a much wider scale and within a short period time - does not mimic natural occurring gaps. "so called selective logging schemes are absurdly wasteful"...more damaging to natural ecosystem than dense uncontrolled regrowth.

Johns (1986, 1988, 1989) and Thiollay (1992) concentrated on areas of most logging damage (Danielsen, 1997). Sampled on roads, tracks and in clearings.

Willis, E. O. 1974. Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panama. *Ecological Monographs* **44**: 153-169.

Documents disappearance of antbirds from reserve. Found that decrease in numbers of regular ant-following birds was not made up by increases in occasional followers. Found no clear reasons for decline.

Willis, E. O. 1979. The composition of avian communities in remanescent woodlots in southern Brazil. *Papeis Avulsos de Zoologia*. **33**: 1-25.

Scale	Habitat	Geographic region/country	Brazil
Land use	3 scattered woodlots (fragmented forest) of 1400ha, 250ha and 25ha	Vegetation type	subtropical broad-leaved forest
Mechanistic Hypothesis			
Results/ Conclusion	(Assume the 3 woodlots originally had similar total numbers of bird species.) Species richness declines from largest to smallest woodlot. Avifauna structures differed considerably, since decrease in area caused differential losses in groups of species. See below.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	one-hr census (walk slowly through woodlot noting birds seen/heard) during 0700-0900. 3da/mo for 3yrs	0
Type of study	mensurative		

- Prone to local extinction: large frugivores of the canopy (parrots, eg); large ground insectivores (antbirds); small insectivores of bamboo thickets and other tangles.
- Small ground insectivores became more abundant (though not more diverse).
- Edge species became more abundant.

Willson, M.F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* **55**: 1017-1029.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Illinois, USA
Land use		Vegetation type	temperate, deciduous
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	bird species diversity correlates positively with foliage height diversity (* $r=0.86$. $p<0.05$) and percent vegetation cover ($r=0.74$, $p=?$)		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static		
Type of study	mensurative		

* $y = 0.551 + 1.442x \pm 0.1$

Willson, M. F. , Porter, E.A. and Condit, R. S. 1982. Avian frugivore activity in relation to forest light gaps. *Caribbean Journal of Science* **18:** 1-5.

Descriptive study. North American frugivores' migration corresponds well with peak fruiting times. Birds prefer light gaps, fruit removal rates are slower in forest interior than forest edges or in light gaps. Compared to neotropical forests (Panama) and found no differences in the distribution of birds between gap and interior. (doesn't agree with Schemske and Brokaw, 1981). Paucity of fruit in light gaps may help explain even distribution of frugivores, but does not further the explanation for other birds. Suggest that more likely that other factor prevents tropical birds from using light gaps as much as their northern counterparts.

Willson, M. F. et al. 1994. Avian communities of fragmented south-temperate rainforests in Chile. *Conservation Biology* **8:** 508-520.

Scale	Within habitat	Geographic region/country	Chile
Land use	forest patches (>100ha, 2-6ha and <0.5ha) with distance to nearest forest ~100-500m	Vegetation type	native old-growth forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Total bird diversity decreases as patch size decreases, as does point diversity (Kruskal-Wallis = 5.5, p=0.06). Average number of birds censused per point per day decreased with decreasing patch size (KW=4.7, p=0.10). Ecological categories (eg endemics) not differentially sensitive to patch size.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
		point count along transect, 8min per point, dawn - 1300h, each point minimum of 100m apart, for 5wks	0
Type of study			

Wong, M. 1986. Trophic organization of understorey birds in a Malaysian dipterocarp forest. *Auk* **103**: 100-116.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Malaysia
Land use	regenerating forest and virgin forest	Vegetation type	lowland dipterocarp forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Food resources are less abundant in regenerating than virgin forest. Congruently, bird species richness and abundance also lower in regenerating forest understorey.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	64 subplots, mist netting 2d/mo for 2yrs	0
Type of study	mensurative		

Lower level of resources in regenerating forest

Monthly abundance of **reproductive plants** is significantly higher in virgin forest ($p<0.0001$). In terms of **arthropod abundance**, regenerating forest had a 4mo period of significantly lower arthropod abundance ($p=0.05$)

Fewer individuals and fewer species captured in regenerating forest (n.s.) This is as would be expected: documented fewer resources present in regenerating forest, thus fewer birds can be supported, and also fewer species can be maintained because there is insufficient resources to allow for specialisation.

The 2 forests did not differ significantly in relative importance of foraging guilds, suggesting similar types of resources present in similar proportions. This is in contrast to the findings of Lambert (1992) and D&H, both of which carried out studies in this area and concluded that there were significant differences in foraging guilds of logged and virgin forest.

NB- the no of individuals in a guild reflects the availability of the resource supporting it, while the no of species within the guild reflects how finely the resource can be divided. Foliage-gleaning birds were the most abundant in both forests, and frugivores the least. Trophic organization is contrary to that reported for rain forests in other regions.

Wunderle, J. M., Diaz, A. Velazquez, I. And Scharron, R. 1987. Forest openings and the distribution of understorey birds in a Puerto Rican rainforest. *Wilson Bulletin* **99**: 22-37.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Puerto Rico
Land use	Treefall gaps (117m ²), powerline opening, forest understorey*	Vegetation type	subtropical wet forest
Mechanistic Hypothesis	post hoc	individual treefall gaps contribute to the composition and richness of understorey bird assemblages attracting canopy dwellers rather than by attracting gap specialists	
Conclusion	Species richness did not differ between the 3 habitats, but total number of individuals captured differed significantly : powerline>(p<0.005) treefall gaps>(p<0.005) forest; ordination indicates that gap and forest assemblages are distinct, both overlap with powerline opening assemblage. Treefall gaps too small and rare to support gap specialist birds.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	6 12m length nets per forest type. 19 2day netting sessions spaced over 12 mths	0
Type of study	mensurative		

*NB forest nets only 10m from powerline openings - edge effect!!

No species were found to be unique to gaps, and only one species considered restricted to forest understorey. Concluded that canopy species follow canopy into gaps, producing a higher abundance of occasional canopy species which cause appearance of a gap assemblage different from forest understorey. Size of the gaps not great enough to discourage forest understorey species, which regularly wandered into gaps and the powerline opening.

The findings of this study contrast markedly with Schemske and Brokaw's (1981) study of treefall gap avifauna in Panama. Schemske and Brokaw found species richness was significantly higher in gaps, and no difference in number of captures. They conclude that differences in gap and understorey assemblages reflect true habitat preferences rather than the tendency for birds to follow the canopy into gaps. Wunderle notes that island birds use a wider variety of habitats; additionally the limited gap production in Puerto Rico may account for the absence of "gap specialists".

STREAMS - stream nets captured significantly more species in powerline and treefall gaps (p<0.005). Effect does not seem to depend on presence of water - some were dry. May relate to food distribution (insects), or canopy species in search of more humid microhabitat.

The distribution of individual species might best be explained in terms of food distribution which is probably related to vegetation; higher concentrations of fruit-eating birds in gaps may be a direct result of higher concentrations of fruiting plants in gaps (Willson, 1982). Karr and Freemark (1983) found that microclimate factors (moisture gradients) influenced bird distribution. They did not have food supply data, but their data suggested that birds track microclimatic variables for physiological reasons.

ANEXO 2
BASE DE DATOS DE EPIFITAS

Catling, P.M. and Lefkovich, L.P. 1989. Associations of vascular epiphytes in a Guatemalan cloud forest. *Biotropica* **21**: 35-40.

Scale	Within habitat (natural)	Geographic region/country	Guatemala
Land use	Natural	Vegetation type	cloud forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Significant relationship between trunk size and epiphyte association ($p < 0.001$) Associations of small, closely related species are found on smaller, younger trunks (early stages of plant succession); associations of large, less closely related species are on older, larger trunks (later stages of succession).		
Design	pre/post or static	Scale of plots	Replications
	static	20 2m transects across 2 ha (trees $>1.25\text{cm dbh}$)	0
Type of study	mensurative		

Smaller and younger trunks impose higher environmental stress, because of their relatively smooth surfaces with little water-retaining capacity, and less capacity for absorbing and adsorbing leached nutrients. Establishment of cyanobacteria, algae, lichens and bryophytes on older trunks increases water holding and nutrient availability - also weathering of bark surface does this.

Gentry, A.H. and Dodson, C.H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes.
Annals of the Missouri Botanical Garden **74:** 205-233.

80% of all vascular epiphytes are concentrated in only 4 families. At least 10% of all vascular plant species are epiphytes and in some places epiphytes constitute a third of all plant species in the local flora.

Reproductive Biology - 3 main types of epiphytic propagule

1. Sporochores - tiny dust-like wind-dispersed. Such seeds represents an extreme in r selection and a high risk strategy based on chance establishment. The great majority of epiphytic genera and species use this dispersal method, including orchids and ferns, the two most successful epiphytic groups.

2. Bird dispersal.

3. Wind dispersal via winged or plumed seeds.

In general, epiphytic seeds are smaller and more numerous than those of nonepiphytic relatives.

Distributional Patterns

Very few higher taxa have been more than marginally successful at speciation and adaptive radiation as epiphytes. Trends in epiphyte distribution help to understand not only neotropical epiphyte biogeography but also some of the continental differences in epiphyte occurrence: -

Moisture Tremendous decrease in species numbers and individuals in drier habitats - obvious pattern but not well documented. Gentry and Dodson (1987) study in Ecuador shows that most (63%) of the plants in a wet forest are actually epiphytes. The difference in epiphytic density between wet and dry forest is almost 500 fold. Conclude that epiphytes decrease more drastically in drier areas than does any other habit group.

Altitude General tendency for epiphytes to be better represented in intermediate elevation cloud forests. Insufficient data; peak in diversity in Andes is 1000m-2000m, while peak in density is 2000m - 2500m. Controversial suggestion exists that, in tropics, diversity is greatest at middle elevations along an altitudinal gradient -shown for certain fauna, suggested for plants. Gentry's data contradicts this and shows that plant species (>2.5cm DBH) diversity decreases uniformly from lowland to high altitude sites. If a mid-altitude bulge exists, must be due to epiphytes

Soil fertility At time of writing, no attempt to relate epiphyte diversity to soil fertility. But from their data they conclude that as soil fertility decreases, terrestrial herbs, epiphytes, understorey shrubs, and lianas disappear from the understorey in that sequence. Anecdotal evidence indicates that epiphytes are much less diverse and abundant on poor soils. Epiphyte diversity may be more sensitive to change in soil fertility than tree or liana diversity, a suggestion that would accord with the idea that plants that are barely able to eke out a marginal existence should be more susceptible to the effects of relatively slight decreases in environmental favorability.

Latitude Decrease in vascular epiphytes with increasing latitude is not symmetrical on both sides of the equator - more abundant and more distinct in south temperate than north temperate - not known exactly why but probably relates to more oceanic climate of the south.

Continental Trends African epiphytic flora very impoverished compared to Neotropics and Australasia, presumably associated with loss of mesic-adapted species during dry periods of glacial advance. Australasia is impoverished with respect to Neotropics. One reason has that has been put forward is the nutrient-poor soils of Asian forests

Evolution of epiphyte species diversity

From the above patterns, we can generalise that epiphytes are most diverse in wet, middle elevation, rich-soil, tropical American forests. One reason this occurs is that epiphytes are able to achieve a much finer niche partitioning, and thus a higher alpha diversity (microhabitat selection).

Gentry, A.H. and Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical rainforest. *Biotropica* **19**: 149-156.

Sampled all vascular plants in a 0.1ha area in wet, moist, and dry forests in Ecuador. The wet forest sample is by far the most species rich yet recorded in the world. Noteworthy that species richness is due to epiphytes - comprise over a third of the species and nearly half of all individual plants. "An intensified focus on wet, epiphyte-rich tropical forests is in order if understanding and preserving species diversity are primary research and conservation goals."

Hietz-Seifert, U., Hietz, P. and Guevara, S. 1996. Epiphyte vegetation and diversity on remnant trees after forest clearance in Southern Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* **75**: 103-111.

Little is known about whether epiphyte populations on isolated trees are able to survive and remain viable, or if the plants die because of altered microclimate or lack of new seed material. Epiphytes on remnant isolated trees in a pasture and in a forest corridor logged 28 years ago were compared with cultivated trees in the same pasture and with 2 undisturbed forest plots.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Mexico
Land use	Natural forest, Altered forest (logged forest, forest corridor along brook, isolated remnant trees in pasture)	Vegetation type	lowland evergreen forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Relationship between species richness and tree size (dbh) calculated: PFP2 had significantly highest species richness ($r^2=0.78$; $p<0.005$). Epiphyte numbers on isolated trees showed negative correlation with distance from forest border ($r^2 = 0.486$, $p<0.05$). If host tree size is included as multiple regression $r^2=0.577$; $p<0.01$. Physiological requirements may account for differences in species composition.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	38 isolated trees ($11,155\text{m}^2$)*; corridor trees 90m^2 long transect (1800m^2), two primary forest plots (PFP) 1500m^2 each. Epiphytes counted.	0
Type of study	mensurative		

*projected crown area

Most epiphytes show distinct preferences for growing in specific zones or microhabitats within a host tree (Zimmerman and Olsted 1992). The study estimates habitat diversity by dividing trees into six arbitrary zones.

Because size and number of trees per plot differed, cannot directly compare number of species between habitats. Relationship between **number of species and tree size** was calculated, highest species richness in descending order: PFP2>corridor>PFP1>remnants>*Citrus/Cedrela*.

Cultivated *Citrus* and *Cedrela* in the pasture are poor hosts. Differences between PFPs due to soil and light conditions. PFP2 had higher number of species per tree (as well as higher total number of species) than PFP1 - deeper and moister soil.

Epiphytic **biomass** - biomass distribution differed between the sites (trees), reflecting favorable light conditions (canopy microclimate). In pasture trees, over a third of the total epiphyte biomass was on the lower stem. In the corridor, biomass accumulation occurred on the upper stem while the undisturbed forest had biomass accumulation in the higher and lighter regions of the tree.

The following factors appear to be important for maintaining epiphytic diversity:

1. Number, size and to a lesser extent, species of forest trees left as remnants.
2. Size of forest fragments determines microclimate - large fragments preserve microclimate of forest interior
3. Pattern of fragmentation and distance between fragments and isolated trees determines exchange/input of seeds
4. Cultivated trees are colonised very slowly, and cannot replace the role of the old remnant trees as hosts to a diverse epiphytic flora.

Kernan, C. and Fowler, N. 1995. Differential substrate use by epiphytes in Corcovado National Park, Costa Rica: a source of guild structure. *Journal of Ecology* **83**: 65-73.

Scale	Within habitat (natural)	Geographical Range	Costa Rica
Land use	Natural	Vegetation type	lowland, wet forest
Mechanistic Hypothesis	prediction	distribution of guild members should match distribution of bark surface	
Conclusion	The distribution of the guild does not match the distribution of bark surface factors (height, diameter, angle, texture). In terms of species, there are weak statistical differences between species distribution and bark surface factor. Thus, no evidence for hypothesis- guild members may often function as ecological equivalents and persist together because the environment is variable		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	Counts. 10-30m on either side along 25km of trails	0
Type of study	mensurative		

For epiphytes, as with other sessile organisms, substrate characteristics are likely to be influential environmental factors, especially during establishment. Epiphytes differ from birds and butterflies in that they need a substrate to attach to and gain nutrients from. Treefalls increase epiphyte sparseness in Corcovado by direct destruction of plants and host surface, and because there is less bark surface in young forest than old forest.

Regular droughts cause temporal heterogeneity - droughts reduce population densities.

Nadkarni, N.M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* **34**: 70-78.

Epiphytes contribute to diversity of birds because they add to total amounts of resources, provide opportunities for resource specialisation, and temporally spread available resources in the canopy throughout the year. As such, they are keystone species. Nadkarni and Matelson (1988) observed that epiphyte resources involved in 32% of all bird foraging visits, and for 8 species, 40%. Some birds specialise on particular epiphyte resources such as invertebrates in crown humus. - a resource that has generally been overlooked in past bird community studies.

At ecosystem level, epiphytes are important in nutrient recycling.

Study takes place in lower montane forest, Cost Rica.

289hr of observation, 33/56 bird species observed foraged in resources provided by epiphytes. Epiphyte resources were involved in 32% of all foraging visits. For eight bird species, 40% or more of all foraging visits involved epiphyte use.

Sugden, A. M. And Robins, R. J. 1979. Aspects of the ecology of vascular epiphytes in Colombian cloud forests, 1. The distribution of the epiphytic flora. *Biotropica* **11**: 173-188.

Scale	Habitats (2)	Geographic region/country	Ecuador
Land use	both undisturbed	Vegetation type	montane cloud forest (Sierra Nevada - range of altitudes, uniform vegetation; Serrania - limited vegetational composition within narrow range of altitudes)
Mechanistic Hypothesis			
Results/ Conclusion	Population density higher in Serrania ($p<0.05$). Species diversity higher in SN by factor of 3. Factors affecting distribution (accounting for density) of epiphytes are shape of forest and climate.		
Design	pre/post or static	Scale of plots	Replications
	static	SN- 14 plots (100m ²), 2 pairs at 7 altitudes Serrania - 14 plots (78m ²), reflect topographic variation	0
Type of study	mensurative		

Differences in *diversity* of two sites may be explained in terms of SN's greater area and variety of habitats. Serrenia is small, more isolated and supports a far more limited range of forest types.

SN trees have vertical bole with broad, branched canopy. Serrania - trees are smaller, gnarled, twisted and inclined. Inclined or horizontal branches and boles are more favorable to epiphytic growth than vertical trunks. This factor contributes to higher *density* observed in Serrania. Second factor of importance to epiphyte distribution is climate. Increase in size and diversity of epiphytes along altitude to a maximum at 2350-2600m on SN is accompanied by an increase in daily cloud cover and large decrease in rainfall. Indicates that moisture from cloud and mist is more important than from direct rain. The higher density of the population in Serrania may result from the much longer daily period of cloud cover (3 times that of SN). There is rainfall for only 2mo of the yr, while SN has rain for 10mo. This indicates that epiphytes are entirely dependent on clouds for moisture. Decrease of epiphyte population above 2600m on SN thought to be due to low temperature. No evidence linking substrate and distribution in this study.

ter Steege, H. and Cornelissen, J.H.C. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* **21**: 331-339.

First study to attempt to describe epiphytic life in lowland rain forest canopy systematically *in situ*.

Distribution of epiphytes - varies horizontally (host species and forest types) and vertically (from tree base to top).

Scale	Within	Geographical Range	Guyana
Land use	3 (undisturbed) forest types	Vegetation type	lowland rain forest
Mechanistic Hypothesis			
Results/ Conclusion	Host preference important factor in distribution; in one forest type seven epiphytes species occurred significantly more on a particular host tree species (p ranges <0.05 - <0.01). Total epiphytic species numbers are highest in the lower canopy.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	25 full grown trees sampled over 4mo period	0
Type of study	mensurative		

Overall

Thought the lower canopy is richest tree zone, few species are exclusive to it. Two major habitats are available here: forks and bryophyte mats. Forks accumulate litter and humus and provide mechanical support. "Moss epiphytes" are found mainly on large more or less horizontally positioned branches of the lower canopy

Three major epiphytic habitats can be distinguished within a full-grown standing rain forest tree to describe the variability in habitat types. *Tree base* - poor in epiphytes; *Lower canopy* - intermediate illumination, forks, bryophytes, mechanical support, rich in epiphytic species and biomass; *Middle/Upper Canopy* - high illumination levels, periods of drought and high temperature, substratum is young, narrow and smooth. Epiphytes are numerous but less species-rich and patchily distributed.

Williams-Linera, G., Sosa, V. and Platas, T. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican cloud forest. *Selbyana* **16**: 36-40.

Scale	Habitat	Geographic region/country	Mexico
Land use	forest fragments, isolated trees in pastures, forest remnants used as shade in coffee plantations	Vegetation type	lower montane rain forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Every remnant of forest, including remnant trees, may contribute to preserve the biological diversity of the region.		
Design	static or pre/post	Scale of plots	Replications
Type of study			

Zimmerman, J.K and Olmsted, I. C. 1992. Host tree utilisation by vascular epiphytes in a seasonally inundated forest (tinal) in Mexico. *Biotropica* **24**: 402-407.

Descriptive study; provides evidence of canopy partitioning by support size.

Scale	Habitat	Geographic region/country	Mexico
Land use		Vegetation type	seasonally inundated forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	No host tree specificity. Support size significantly different between orchids (mostly 5-15cm in diameter) and tillandsias (<1cm), the two most common groups of epiphytes. ($G=221.8$, $p<0.001$)		
Design	static or pre/post	Scale of plots	Replications
	static	1200m ² over 2 days	
Type of study			

Partitioning of forest canopies by vascular epiphytes appears to be most obvious in wet forests where distinct habitat preferences may be enhanced by correlated gradients in light and moisture. Gradients of light and moisture are in turn correlated with branch diameter such that species can exhibit relatively specific support diameter preferences.

ANEXO 3
BASE DE DATOS DE LEPIDOPTEROS

Adler, G.H. and Dudley, R. 1994. Butterfly biogeography and endemism on tropical Pacific islands. *Biological Journal of the Linnean Society* **51**: 151-162.

Scale		Geographical Range	Archipelago
Land use		Vegetation type	
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	relative to birds, butterflies have been less successful in colonizing remote archipelagos and have much lower levels of endemism		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static		0
Type of study	mensurative		

Species to land area relationship is positive, $r^2 = 0.57$, $p=0.0001$

Endemic species to land area, $r^2 = 0.75$, $p=0.001$

stepwise regression:

isolation + area, $r^2=0.75$, $p=0.0001$ Thus, number of species on archipelago relates negatively to isolation and positively to land area. Area is the most important geographical variable in explaining the variation in butterfly species richness.

Bowman, D.M.J.S., Woinarski, J.C.Z., Sands, D.P.A., Wells, A. and McShane, V.J. 1990. Slash-and-burn agriculture in the wet coastal lowlands of Papua New Guinea: response of birds, butterflies and reptiles. *Journal of Biogeography* 17: 227-239.

Scale	Habitats	Geographic region/country	Papua New Guinea	
Land use	Succession: cultivated garden - secondary - primary forest (20 plots)	Vegetation type		
Mechanistic Hypothesis				
Results/ Conclusion	Detrended correspondence analysis of vegetation carried out. Multiple regression of avifaunal composition explained by first axis of floristic ordination ($r^2=0.70$). Number species, species diversity and total abundance all higher in secondary and primary forest than early successional plots. Butterflies: first axis of vegetational DCA ($r^2=0.78$) explains butterfly data variation.			
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications	
	static	One observer, 15 mins walked an area of 0.2ha. for 4mo Butterflies: 1mo, 2hrs each plot within 10m of 80m transect line	Birds: censused each plot 10 times.	
Type of study	mensurative			

The correlative approach to the study and complex inter-relationship of environmental variables hampers identification of causal processes which underpin faunal responses. Difficult to isolate role of structure, floristics and food resources.

note: field work restricted to 3mo - so seasonal variation not measured.

Daily, G. and Ehrlich, P.R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* 4:35-55.

Scale	Within habitat	Geographic region/country	Costa Rica
Land use	1 patch primary forest (227ha) and 7 isolated forest fragments (3-30ha, isolated for 18-33 yrs)	Vegetation type	mid-elevation moist forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Isolated forest fragments retain depauperate butterfly faunas relative to that supported by large patch 0.5-1.0km away. If butterflies are an index of diversity of small bodied organisms, then large patches (or several small connected with corridors) are required to preserve forest biodiversity. Forest interior insects and butterflies are sensitive to microclimate changes associated with edges (temperature, humidity).		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	fruit baited traps	0
Type of study	mensurative		

Compare to Newmark (1991) who looked at bird diversity in forest patches in Tanzania. Noted same pattern of decline in diversity with decreasing patch size. So according to these studies, a large patch versus several small patches is optimal conservation strategy. This is in direct contrast to what Gentry (1992) advocates.

Butterflies as indicators of forest biodiversity

- general habitat of butterflies depending on decaying fruit for sustenance (most of butterfly fauna) is forest interior - and this is where most forest biodiversity is found
- rainforest interior butterflies utilise wide variety of plant families
- distribution and abundance related to forest structure and microclimate
- although abundances may vary, many interior species fly as adults for much of the dry season

Hamer, K.C., Hill, J.K., Lace, L.A., and Langans, A.M. 1997. Ecological and biogeographical effects of forest disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. *Journal of Biogeography* **24**: 67-75.

Scale	Habitats (4)	Geographic Region	Sumba, Indonesia
Land use	Primary, undisturbed forest; mixed primary/secondary partially disturbed forest; heavily disturbed secondary forest	Vegetation type	lowland monsoon forest
Mechanistic Hypothesis	prediction	species with large geographical ranges occur at higher density in disturbed forest whereas species with narrow geographical ranges occur at higher density in undisturbed primary forest	
Conclusion		species diversity greater in disturbed, unprotected forest than other three sites (Simpson's index, p=0.03). An index of biogeographical distinctiveness (ranks according to distribution - endemics score higher than migrants) showed that biogeographical distinctiveness decreases with increasing disturbance (one way anova, p=0.04). Thus, human disturbance may result in higher species richness, but of lower biogeographical distinctiveness, and therefore lower value in terms of biodiversity.	
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	46 stations at 200m intervals along 9.2km of transects, 10min observations at all heights from ground to canopy	4
Type of study	mensurative		

Analysis of forest structure: Forest structure was described using PCA. PCA extracted two components of variation: density (PRIN1) and tree size (PRIN2). There were significant differences between sites in both density score and size score. These are considered good indicators of the degree of disturbance to the forest at each site.

Species occurring at highest density in secondary forest had wide geographical distributions, those at high density in undisturbed primary forest had restricted ranges. The greater diversity of species in secondary forest supports view that the mosaic of microhabitats and vegetation structure produced by disturbance can support more species than can undisturbed primary forest - Spitzer et. al. (1993) came to same conclusions. But Hill et.al. (1995) studied butterflies in Indonesia in very similar circumstances and found species richness greater in primary forest than logged forest.

Hill, J.K., Hamer, K.C., Lace, L.A. and Banham, W.M.T. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Applied Ecology* **32**:754-760.

Scale	Habitats (2)	Geographic region/country	Buru, Indonesia
Land use	Natural, selectively logged forest (5yrs)	Vegetation type	lowland monsoon forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Unlogged forest had significantly higher species richness, abundance and evenness than logged forest (Mann-Whitney U test, p=0.01). Distributional pattern of species abundance of tropical butterflies may be used as an indicator of forest disturbance. Selective logging in SE Asia may be associated with a significant decrease in butterfly biodiversity.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	88 stations, at 200 m intervals on 15.6km of transects	0
Type of study	mensurative		

Unlogged forest was more taxonomically distinctive. Species abundance data indicated presence of a more complex community in unlogged forest - logged forest data fitted only a log-series distribution, not log normal.

Vegetation structure was measured in each habitat. Tree density and percentage cover of vegetation in the canopy and understorey were significantly higher, and vegetation cover 2m above the ground was significantly lower, in unlogged forest.

Kremen, C. 1992. Assessing the indicator properties of species assemblages for natural areas monitoring. *Ecological Applications* 2: 203-217.

Scale	habitats	Geographic Region	Madagascar
Land use	2yr old and 25yr old selectively logged forest (4.2km apart)	Vegetation type	montane rain forest
Mechanistic Hypothesis	see AIM below		
Conclusion	Ordination based on butterfly data clustered sites according to the topographic/moisture and disturbance gradient (none of the other vegetative structure or diversity variables had significant relationship). If examine relationship between butterfly and plant ordinations, no significant relationships. But if look at local butterfly species richness at sites correlates to average floral richness (number of species in flower) ($r^2=0.63$; $p=0.001$), not correlated to plant diversity in general. These regions of high floral diversity and high butterfly diversity and abundance were in the sunniest spots, i.e., the most disturbed areas.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	walked 100m transects along ridges and watercourse (1hr morning and 1hr afternoon), 5 10-d sampling periods over 3mo	0
Type of study	mensurative		

Aim

indicator properties of butterfly assemblages are evaluated against known patterns of environmental heterogeneity, specifically along topographic/moisture and disturbance gradients.

Used ordination techniques. Found butterflies are

- excellent indicators of heterogeneity due to topographic/moisture gradient
- limited indicators of heterogeneity due to anthropogenic disturbance (in this case logging)
- poor indicators of plant diversity

Argues that this protocol (use of ordination techniques - DCA then CCA) can be applied to any group to assess its suitability as an indicator. On indicators - few guidelines exist for selecting indicators for monitoring of natural areas. No studies to date have evaluated the indicator properties of butterfly species or assemblages. Looked at butterflies in rainforest with known pattern of environmental heterogeneity along topographic/moisture and disturbance gradients.

Leps, J. and Spitzer, K. 1990. Ecological determinants of butterfly communities (*Lepidoptera, Papilionoidea*) in the Tam Dao Mountains, Vietnam. *Acta Entomologica Bohemoslovaca* **87:** 182-194.

Scale	Habitats (3)	Geographic Region	Vietnam
Land use	forest climax, transitional and ruderal (gradient of successional maturity)	Vegetation type	montane forest
Mechanistic Hypothesis	prediction	species affinity to early successional stages is correlated with size of its geographic range	
Conclusion	Mean number species, mean diversity and mean number of individuals per sample all highest in ruderal transect and lowest in forest. Large geographic range correlates negatively with the degree of association of a species with mature (near climax) forest (correlation coefficient = - 0.68).		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
		2 observers walking 15-20mins along 200m transects in a belt 40m wide; 4 transects in total, checked twice a day for 3 wks	
Type of study	mensurative		

ruderal = cultivated and abandoned terraced fields on steep slopes

Pinheiro, C.E.G. and Ortiz, J.V.C. 1992. Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brazil. *Journal of Biogeography* **19**: 505-511.

Scale	communities (3)	Geographic Region	Brazil
Land use	gallery forest, cerrado <i>sensu strictu</i> (open savanna woodland), and a successional field	Vegetation type	cerrado
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Fruit-feeding butterflies occur in three major communities along the vegetation gradient. PCA revealed that first axis accounted for over 70% of variation representing a gradient from cerrado to forest and field. Second axis accounts for 15%. Guess that this gradient is related to light exposure.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	transect of 14 sampling units 50m apart. Traps suspended from branches 1-3m above ground 2d each mo from 8am-3pm, April '88 to March '89.	0
Type of study	mensurative		

The cerrado site had the highest alpha diversity and evenness. Gallery forest showed the highest beta diversity (species turnover along the vegetation gradient).

Raguso, R.A. and Llorente-Bousquets, J. 1990. The butterflies of the Tuxtlas Mountains, Veracruz, Mexico, Revisited: Species-richness and habitat disturbance. *Journal of Research of the Lepidoptera* **29:** 105-133.

Scale	Habitats	Geographic Region	Mexico
Land use	Virgin forest and disturbed forest	Vegetation type	lower montane rainforest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Markedly dissimilar fauna. G-test of independence shows that disturbed site has significantly higher percentage of weedy, cosmopolitan species (ie, generalists) than undisturbed site ($G=4.52$, $p<0.05$). After standardisation for sampling effort: $G=2.76$, $p<0.10$		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	collecting methods: traps inspected 3times daily. At disturbed site for 1mo. At undisturbed, intermittently over 3yrs.	
Type of study	mensurative		

Spitzer, K. et. al. 1993. Habitat preferences, distribution and seasonality of the butterflies in a montane tropical rain forest, Vietnam. *Journal of Biogeography* **20**: 109-121.

Scale	Habitats (2)	Geographic Region	Vietnam
Land use	Primary forest and ruderal areas (cultivated or abandoned terraced fields on steep slopes)	Vegetation type	montane rain forest
Mechanistic Hypothesis	prediction	1. significant correlation between species habitat preference and its geographic range, 2. species with a large geographic area will prefer the most disturbed habitats	
Conclusion	1. Negative correlation between size of geographic range and preferred habitat * (Spearman correlation coefficient $r = -0.52$; $p > 0.001$) 2. species richness, density and diversity higher in ruderal area compared to forest climax community; negative correlation of abundance and disturbance** in closed forest ($r = -0.29$; $p > 0.05$), positive correlation of abundance and disturbance in ruderal areas ($r = 0.30$; $p > 0.05$)		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	walking along 800km transects (20-40m wide) across both habitats twice daily	2 - 1988, 1991
Type of study	mensurative		

Forest- the negative correlation of abundance and disturbance indicates this habitat is distinct and rare - specialists inhabit a limited geographical range and are more efficient so attain higher population sizes. Ruderal areas- positive correlation because generalists are locally abundant and widely dispersed.

The most characteristic climax forest species have the smallest geographic range of endemic distribution. The opportunistic butterflies with wide geographic distribution, most of them migrants, are associated with disturbed habitats. The butterflies occupying ruderal areas fly over canopy to open areas within forests, while understorey butterfly species are found exclusively there - they cannot migrate across open patches.

The lower richness, density and diversity of butterflies in forest is opposite to what may be expected. May be because for flower-visiting butterflies the forest understorey is a marginal habitat occupied by specialised species.

* Habitat is measured in terms of forest-ruderal gradient (expressed by means of CCA score)

**Habitat disturbance is measured as successional maturity of present plant community

Overall degree of habitat specificity is much higher within forest understorey than canopy. This is why understorey species tend to have more restricted geographic ranges than those of the forest canopy.

Spitzer, K. et al. 1997. Effect of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. *Biological Conservation* **80**: 9-15.

Scale	Habitats(2)	Geographic Region	Vietnam
Land use	Gaps (150-200m ²) in logged forest, closed canopy undisturbed forest	Vegetation type	montane rain forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Significant differences between butterfly compositions in forests and gaps, p=0.002 (strength of relationship = 0.93). Gap size correlated to species composition in both logged (p=0.008) and closed forest (p=0.002).		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	walking along total of 600m of transects (20-40m wide) inclusive of both habitats twice daily	0
Type of study	mensurative		

Butterflies of understorey are highly habitat-specific with small geographic range - often nearly endemic. These taxa are of the highest conservation priority. The gaps formed by wood cutting are larger and formed at a much higher rate than under natural conditions. Particularly true for this study - selective logging by illegal poachers - nb - worst case scenario. Also, logging differs from natural disturbance in that certain tree species are preferred by loggers.

Disturbance is an important mechanism in maintaining species diversity (Spitzer et. al., 1993). Species of closed forest have a smaller geographic range. Species richness and diversity higher in gaps, inhabited by opportunistic species. The endemic specialized closed canopy forest taxa are the most endangered groups.

Thomas, C.D. 1991. Habitat use and geographic ranges of butterflies from the wet lowlands of Costa Rica. *Biological Conservation* **55**: 269-281.

Scale	habitats	Geographical range	Costa Rica
Land use	unmodified vegetation or modified (secondary vegetation, agricultural or other human-modified habitats)	Vegetation type	wet lowland
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Few lowland wet-forest species that possess relatively narrow geographic ranges were classified as making use of modified habitats. Many widespread species occupy unmodified habitats.		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	analysis of habitat and distribution data from literature	
Type of study	mensurative		

- secondary forest is not an adequate substitute for primary forest, if endemics are to be conserved
- if unmodified habitats continue to be lost, local (alpha) diversity may not noticeably decline, and may sometimes increase, but regional (beta) diversity will decline.
- to conserve endemic butterflies, at least some of each unmodified natural biotope should be preserved in each biogeographic region and sub-region, and in each transition zone.

Association between habitat use and geographic range, $p = 0.0001$

Wood, B. and Gillman, M.P. In Press. The effects of disturbance on forest butterflies using two methods of sampling in Trinidad. *Biodiversity and Conservation*.

Scale	Habitats	Geographical region	SE Trinidad
Land use	two pairs of disturbed/undisturbed* habitats	Vegetation type	evergreen and semi-evergreen forest
Mechanistic Hypothesis			
Conclusion	Butterfly species richness greater in disturbed forest habitats. Greater similarity between forest of the same disturbance level (both disturbed habitats or both undisturbed habitats) than between disturbed and undisturbed habitat in same forest type = within a region of forest, butterflies are characteristic of disturbance rather than vegetation type. (As Kremen, 1992.)		
Design	pre/post static	Scale of plots	Replications
	static	2 methods	see below
Type of study	mensurative		

* one disturbed habitat was selectively logged, the other is a disused cocoa plantation

Censusing was by walk-and-count and fruit-trapping.

Walk-and-Count was carried out on transects which took 30mins to walk across (therefore different lengths in the 4 habitats) for 4.5hrs each day for 4weeks.

Fruit-trapping: 4 traps per 4 habitats, including in understorey and canopy. 5consecutive days, replicated 2wks later.

Walk-and-count census reveals that butterfly species richness is greater in disturbed forest habitats, as shown by Lovejoy et. al. 1986 in the Amazon. But Hill et. al. (1995) in Malaysia found richness and diversity greater in unlogged forests.

Greater similarity between forest of the same disturbance level (both disturbed habitats or both undisturbed habitats) than between disturbed and undisturbed habitat in same forest type = within a region of forest, butterflies are characteristic of disturbance rather than vegetation type (as per Kremen, 1992).

Disturbed forest habitats provide a rich mosaic of microhabitats varying in light and abiotic condition, attracting secondary-growth, light-loving butterflies from the forest edge.

Appears that any conclusions about the extent of tropical forest disturbance which can be tolerated, may be taxon specific. Intermediate levels of disturbance may increase species richness but the levels will be different for different taxa and may occur very close to the natural disturbance level in primary forests.

Optimal strategy for safeguarding butterflies: maintenance of a mosaic of habitats, including areas of undisturbed primary forest and network of forest patches, varying in management regimes and levels of disturbance.